59.06(494)G2 c 1

FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY

REVUE SUISSE

DE

ZOOLOGIE

2

38660

Tome 66 Fascicule 4 (Nos 27-34) Décembre 1959

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT
fondateur

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTTRENS
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

HERMANN GISIN
Conservateur des arthropodes

et

EUGÈNE BINDER
Conservateur des invertébrés

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
1959

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 569
Tome 66, nº 27 — Décembre 1959

Zoologisch-vergleichend-anatomisches Institut
der Universität Zürich

Die Abwehrreaktion des Wirtes *Drosophila melanogaster* gegen die zoophage Cynipide *Pseudeucoila bochei Weld.*

von

Ilse WALKER
von Uetikon am See

Mit 16 Textabbildungen

INHALTSVERZEICHNIS

I. Einleitung 570

II. Reaktion des Wirtes 572
1. Einleitung zum Problem 572
2. Material und Technik 574
3. Ergebnisse 578
a) Stammspezifität 578
b) Kreuzungsversuche 582
4. Diskussion 584

III. Wirkung des Parasiten auf die Reaktion des Wirtes 585
1. Problem und Technik 585
2. Ergebnisse 586
a) Stammspezifische Reaktionsauslösung durch verschiedene Parasitenstämme 586
b) Kreuzungsversuche 588
c) Reaktionsauslösung und Reaktionsunterdrückung durch den Parasiten 594
3. Diskussion 599

IV. Reaktion der Wirtslymphocyten auf Parasitierung 602
1. Einleitung zum Problem 602
2. Material und Technik 604

3. Ergebnisse 605
a) Klassifikation der Lymphocyten 605
b) Kapsel- und Pigmentbildung durch Lymphocyten . . 607
c) Quantitative Lymphocytenbestimmungen 609
4. Diskussion 617

V. Beziehungen zwischen der Abwehrreaktion und der Bildung von Pseudotumoren 619
1. Problem und Technik 619
2. Ergebnisse 620
a) Reaktion einiger Tumorstämme 620
b) Tryptophanversuche 624
3. Diskussion 625

VI. Zusammenfassung 627
Liste der in dieser Arbeit verwendeten *Pseudeucoila*- und *Drosophila*stämme 630

Literaturverzeichnis 631

I. EINLEITUNG

Die zoophage Cynipide *Pseudeucoila bochei* Weld wurde 1942 von Prof. H. Gloor in *Drosophila*fangflaschen gefunden, welche in der Schweiz ausgesetzt worden waren. Später stellte sich heraus, dass es dieselbe Art war, deren Beschreibung L. H. Weld (1944) veröffentlicht hatte. Eine erste, grössere Arbeit über die Biologie dieser auf verschiedenen *Drosophila*arten parasitierenden Schlupfwespe erschien von W. Jenni (1951). Danach legt *Pseudeucoila* ihre Eier ins Coelom von *Drosophila*larven verschiedensten Alters, in der Regel ein Ei pro Wirt. Dieser entwickelt sich normal bis zur Puparium bildung, wird dann aber von der Parasitenlarve allmählich aufgefressen. Nach einer Puppenruhe von rund neun Tagen verlässt die Imago das *Drosophila*puparium durch ein Loch, das sie ins Operculum beisst.

Nøstvik (1954) befasste sich ebenfalls mit der Biologie von *Pseudeucoila*. Dabei kam er zu einigen Resultaten, die im Widerspruch zu denjenigen Jennis stehen. Diese Unterschiede beruhen wohl darauf, dass Jenni für seine Experimente einen nordschweizerischen, Nøstvik dagegen einen norditalienischen Wespenstamm benützte.

Die einfache Zuchtmethode legte es nahe, *Pseudeucoila* auf ihre Eignung als genetisches Versuchsobjekt zu prüfen. SCHLEGEL-OPRECHT (1952) versuchte daher, mit Röntgenbestrahlung Mutationen zu erzeugen; es gelang aber nicht, sichtbare und leicht zu züchtende Mutationen zu erzielen. Ebenso wurden unter Wildfängen und Laborzuchten keine brauchbaren Mutationen gefunden.

Nach dem Einfang eines neuen *Pseudeucoila*-Wildstammes beobachtete SCHLEGEL-OPRECHT, dass ein Teil der Wirtslarven des III. Stadiums die Eier oder Embryonen der Parasiten in braunschwarze Pigmentkapseln hüllen, worin diese nach einer gewissen Zeit absterben. Die *Drosophila*larve entwickelt sich daraufhin zur normalen Imago, die Eikapsel lässt sich unversehrt aus dem Abdomen der Fliege herauspräparieren. In anderen Wirtslarven konnten nur diffus verteilte Pigmentkörner oder Pigmentschollen beobachtet werden. Kapsel- und Pigmentbildung erwiesen sich als stammspezifische Reaktionen. Nach den Ergebnissen von Selektions- und Kreuzungsexperimenten scheinen sie auf einem polyfaktoriellen System zu beruhen (SCHLEGEL-OPRECHT, 1952). Weder JENNI noch NØSTVIK beobachteten eine solche Reaktion gegen diesen Parasiten. JENNI erwähnt lediglich Kapselbildung gegen *Phänocarpa tapida* Nees, einer ebenfalls auf *Drosophila melanogaster* parasitierenden Schlupfwespe. Da Kapselbildung erst nach dem Einfangen neuer *Pseudeucoilae* gefunden wurde, vermutete schon SCHLEGEL-OPRECHT eine Abhängigkeit dieser Reaktion vom Genotypus des infizierenden Parasiten.

SCHNEIDER (1950) beschrieb Kapselbildung bei der Schwebefliege *Epistrophe balteata* als Abwehrreaktion gegen die auf ihr parasitierenden Schlupfwespen *Diplazon fissorius* und *Diplazon laetatorius*. Das Kapselmaterial ist hier geschichtet und besteht aus Lymphocyten.

Dieser Befund und die Feststellung, dass bei *Drosophila* das Manifestationsmuster der Abwehrreaktion gegen *Pseudeucoila* und der Bildung gewisser Tumoren (WILSON, 1924; OFTEDAL, 1952; BARIGOZZI, 1954, 1955, 1956, 1957). Ähnlichkeiten aufweist, liess vermuten, dass auch an der Abwehrreaktion von *Drosophila* gegen *Pseudeucoila* die Lymphocyten beteiligt sind.

In dieser Arbeit soll nun versucht werden, die Beziehung zwischen Parasit und Wirt, sowie die Mechanismen der Abwehrreaktion genauer zu analysieren. Die Abhängigkeit der Wirtsreaktion

vom infizierenden Parasiten wurde durch Experimente mit verschiedenen, geographisch isolierten *Pseudeucoila*stämmen geprüft. Eingehendere Untersuchungen der Lymphocyten parasitierter und unparasitierter *Drosophila*larven verschiedener Stämme ergeben einigen Einblick in die Entstehung von Kapseln und Pigment. Endlich deuten Versuche mit verschiedenen Tumorstämmen, vor allem mit dem Stamme tu B_3 (Barigozzi 1955, 1956, 1957) auf interessante Zusammenhänge zwischen der Abwehrreaktion gegen *Pseudeucoila* und der Entstehung von Pseudotumoren hin.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Hadorn, danke ich herzlich für die stets verständnisvolle Förderung meiner Arbeit.

Frau Dr. Schlegel-Oprecht bin ich für die Überlassung von unveröffentlichtem Material und freundliche Beratung sehr verbunden.

Herrn Prof. Dr. Barigozzi danke ich für die Überlassung des Stammes tu B_3 und für die Einführung in die Technik der Lymphocytenuntersuchung. Der Aufenthalt in seinem Institut und die Hilfe seiner Mitarbeiterinnen Fräulein Dr. Castiglioni und Fräulein Dr. Di Pasquale waren mir besonders wertvoll.

Herrn Dr. Burla danke ich für die Überlassung einiger *Drosophila*stämme, insbesondere der Stämme Hindelbank und Luxor.

II. REAKTION DES WIRTES

1. Einleitung zum Problem

Es werden zwei verschiedene Reaktionsarten des Wirtes *Drosophila melanogaster* gegenüber *Pseudeucoila bochei* unterschieden, nämlich Kapselbildung und Pigmentbildung.

Kapselbildung. Der Parasitenembryo oder die eben geschlüpfte Larve, die sich im Lymphraum der Wirtslarve weiterentwickeln sollte, wird in eine braunschwarze Pigmentkapsel gehüllt, worin sie schliesslich abstirbt, falls es ihr nicht gelingt, die Kapsel zu sprengen und zu verlassen. *Drosophila*larven, die ihren Parasiten erfolgreich einkapseln, entwickeln sich zu normalen Imagines. Die Eikapsel wird nicht resorbiert und bleibt im Coelom des Abdomens liegen. Neben der Kapsel werden häufig noch freie Pigmentschollen gefunden. Bei Überinfektion, d. h. bei Ablage mehrerer *Pseudeu-*

*coila*eier pro Wirt, können bis zu vier Kapseln in einer Wirtslarve gebildet werden. Neben den eingekapselten finden sich öfters auch freie Parasitenembryonen. Kapselbildung manifestiert sich als ausgesprochene Abwehrreaktion des Wirtes, die diesem ermöglicht, sich trotz der Infektion zur normalen Imago zu entwickeln.

Pigmentbildung. In infizierten *Drosophila*larven bilden sich diffus verteilte, feine Pigmentkörner oder wenige Schollen, die frei in der Lymphe flottieren. Es entsteht keine Kapsel, obwohl oft genügend Pigment vorhanden wäre. Parasiten in solchen Wirtslarven sind voll entwicklungsfähig.

Bei einer erfolgreichen Abwehrreaktion sind also mindestens zwei Vorgänge zu unterscheiden: 1. Bildung des Kapselmaterials, 2. Lokalisation des Kapselmaterials um den Parasitenembryo. Kapsel- und Pigmentreaktion manifestieren sich im späten III. Stadium der Wirtslarve.

Bei der Prüfung von *Drosophila*stämmen verschiedener geographischer Herkunft auf ihre Reaktion gegen *Pseudeucoila*, stellte Schlegel-Oprecht (1952) eindeutige Stammspezifität dieser Reaktion fest. Von mehreren untersuchten Wirtsstämmen wies „Camargue" * den höchsten Prozentsatz reagierender Wirtslarven auf, „Sevelen" (Schweiz) den niedrigsten. Durch Selektion über sieben Generationen konnten die Reaktionsraten von Camargue (Cm) leicht erhöht, diejenigen von Sevelen (Se) um wenig gesenkt werden. Anschliessende Kreuzungsversuche mit den beiden Stämmen führten zu folgender, vorläufiger Deutung: „Diese Reaktionsfähigkeit beruht möglicherweise auf einem polyfaktoriellen System mit teilweiser dominanter Wirkung und eventuell unvollständiger Penetranz. Ganz zuverlässige Schlüsse können erst nach der Weiterführung der Selektion über viele Generationen und einer erneuten Kreuzung gezogen werden" (Schlegel-Oprecht, 1952). Es gelang nun, extremer reagierende, geographisch isolierte *Drosophila*stämme zu finden, mit denen weitere Kreuzungsversuche angestellt wurden. Ein Teil der in diesem Kapitel angeführten Resultate stammt noch von Frau Dr. E. Schlegel-Oprecht (unveröffentlicht).

---

* Eine Liste der in dieser Arbeit verwendeten *Drosophila*- und *Pseudeucoila*stämme nebst den betreffenden, im Text benützten Abkürzungen findet sich auf Seite 530.

2. Material und Technik

Noch von Schlegel-Oprecht wurde die Abwehrreaktion verschiedener, geographisch isolierter *Drosophila*stämme, einiger Mutanten und der Arten *Drosophila simulans* und *Drosophila hydei* geprüft. Später untersuchte ich weitere Stämme, vor allem einige afrikanische. Für Kreuzungsversuche wurden jeweils Stämme mit möglichst verschiedener Reaktion gewählt.

Als infizierende Parasiten verwendete ich Wespen des schon von Schlegel-Oprecht (1952) untersuchten *Pseudeucoila*stammes Labor (L) der aus der Umgebung von Zürich stammt. Später ersetzte ich ihn durch den in Erlenbach (Zürich) eingefangenen Stamm Erlenbach (E), der den schon mehrere Jahre alten L- Stamm an Vitalität weit übertrifft und im Wesentlichen die gleiche Wirtsreaktion bewirkt wie L.

Zur Bestimmung der Reaktionsraten kam zunächst folgende Methode zur Anwendung: In Halbrundschalen mit Standardfutter wurden je 40—60 Wirtslarven des späten I. bis späten II. Stadiums übertragen und während zwei Tagen der Parasitierung durch zwei bis drei *Pseudeucoila*weibchen ausgesetzt. Die Entwicklung der infizierten Larven erfolgte bei ca. 22 $\pm$ 1° C. Nach abgeschlossener Puparienbildung wurden die Tiere bei 16-facher Vergrösserung seziert und ihre Abwehrreaktion kontrolliert. Puppen, die auch nur ein nachweisbares Pigmentteilchen enthielten, wurden zu den pigmentbildenden Wirtslarven gezählt, dagegen wurde die oft leichte Bräunung der vom Legestachel der Wespe stammenden Narbe nicht als Pigmentbildung klassifiziert. Die kapselbildenden, bzw. nur pigmentbildenden Wirtslarven werden je in Prozent aller geprüften, infizierten Tiere einer bestimmten Versuchsserie angegeben, dies sind die sogenannten Reaktionsraten: als Kapselrate ist somit der prozentuale Anteil kapselbildender Wirte definiert, als Pigmentrate der prozentuale Anteil bloss pigmentbildender Wirte. Kapsel- und Pigmentrate werden oftmals zur Gesamtreaktionsrate zusammengefasst.

Um die Ursachen der grossen Schwankungen der Reaktionsraten innerhalb desselben Wirtsstammes zu erfassen und um diese in weiteren Versuchen einzuschränken, untersuchte ich die Abhängigkeit der Wirtsreaktion vom Stadium der betreffenden Larven zur

Infektionszeit und von der Entwicklungstemperatur. In Abb. 1 sind die Reaktionsraten des Wirtsstammes Camargue (Cm) dargestellt. Parasitiert wurden Larven verschiedener Stadien während je drei Stunden. Nach der Infektion wurden die Schalen konstant auf 18 ± 0,5° gehalten.

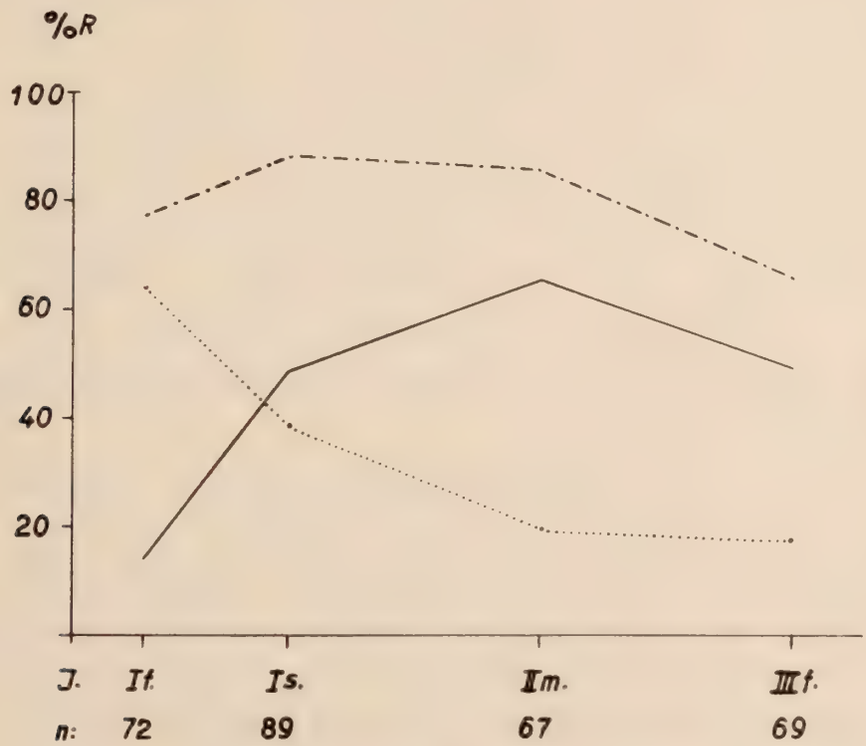

Abb. 1.

Abhängigkeit der Reaktionsraten des Wirtsstammes Camargue (Cm) vom Infektionsalter der Wirtslarven. I: Infektionszeit in Larvenstadien, frühe (f), mittlere (m), späte (s) Larvenstadien (I-III). n: Anzahl sezierter Wirtslarven. ——— Kapselbildung; ..... Pigmentbildung; —.—.—. Gesamtreaktion.

Es zeigt sich, dass für maximale Kapselbildung die Infektion im mittleren II. Stadium erfolgen muss. Wird früher parasitiert, sinkt die Kapselrate und steigt die Pigmentrate. Bedenkt man, dass erst im mittleren III. Wirtslarvenstadium eingekapselt wird, so ist der Verlauf dieser Kurven erklärbar: erfolgt die Ablage der Wespeneier sehr früh, also schon in Wirtslarven des ersten Stadiums, so ist die Wespenlarve bis zur sichtbaren Reaktion des Wirtes viel zu gross und zu beweglich, um noch wirksam eingekapselt zu werden; das Kapselmaterial ist deshalb in Form von losen Schollen vorhanden. Die relativ häufige Pigmentschollenbildung beruht also zum grossen Teil auf missratener Kapselbildung.

Fällt die Infektion erst ins III. Larvenstadium, sinken sowohl Kapsel- als Pigmentrate und somit auch die Gesamtreaktion. Dies

lässt darauf schliessen, dass in einem zu späten Zeitpunkt die Reaktionsbereitschaft der Wirtslarve event. schon am Erlöschen ist.

In den Diagrammen der Abb. 2 ist die Temperaturabhängigkeit der Reaktion der drei *Drosophila*- Wild stämme Camargue (Cm), Cairo (Cr) und Zürich (Z) dargestellt. Die Reaktionskurven sind für Wirtslarven, die im I. Stadium und solche, die im mittleren II. Stadium parasitiert wurden, getrennt aufgezeichnet. Nach der Parasitierung wurden je zwei Schalen bis zur Sektion bei folgenden Temperaturen gehalten: 16°, 18°, 20°, 22°, 25°, 28° C. Zur Ermittlung der Reaktionsraten bei den angeführten Temperaturen wurden je 60—80 Wirtslarven von jedem der beiden Infektionsstadien geprüft. Die Kapselraten von Cr und Z wurden nicht berücksichtigt, da sie zu niedrig ausfielen, als dass Temperaturabhängigkeit festgestellt werden könnte.

Der Befund des Stadienversuchs (Abb. 1) bestätigt sich im Diagramm des Stammes Cm: nach Infektion im ersten Stadium ist die Pigmentreaktion sehr heftig, die Kapselbildung dagegen schwach; nach Infektion im II. Stadium jedoch ist die Kapselrate hoch und die Pigmentrate niedrig. Interessant ist der Verlauf der Kapsel- und Pigmentratenkurven der spät infizierten Wirtslarven: steigt die Kapselrate, so sinkt die Pigmentrate. Relativ geringe Kapselbildung und starke Pigmentbildung finden wir bei den extremen Entwicklungstemperaturen von 16° und 28°. Dies lässt vermuten, dass auch hier aus irgend welchen Gründen das vorhandene Material nicht zu einer Kapsel gefügt werden kann. Diese Verhinderung der Kapselbildung trotz Vorhandensein des Pigmentes könnte auf einer Störung der Entwicklungskorrelation von Wirt und Parasit durch extreme Temperaturen beruhen: z. B. wäre es möglich, dass bei 16° die Parasitenlarve sich relativ schneller entwickelt als die Wirtslarve, so dass sie zur Zeit des mittleren III. Stadiums für wirksame Einkapselung schon zu alt ist, während bei 28° das Entwicklungstempo der Fliege so gross ist, dass oft keine Zeit mehr bleibt, den Parasiten erfolgreich einzukapseln. Sicher ist, dass bei 28° die Entwicklung der Fliege so schnell fortschreitet, dass sie häufig vom Parasiten nicht mehr an der Metamorphose gehindert werden kann. Fliegenlarven, die erst im III. Stadium parasitiert werden, kommen bei 28° fast ausnahmslos zum Schlüpfen trotz innerer Verletzungen durch die Wespenlarve.

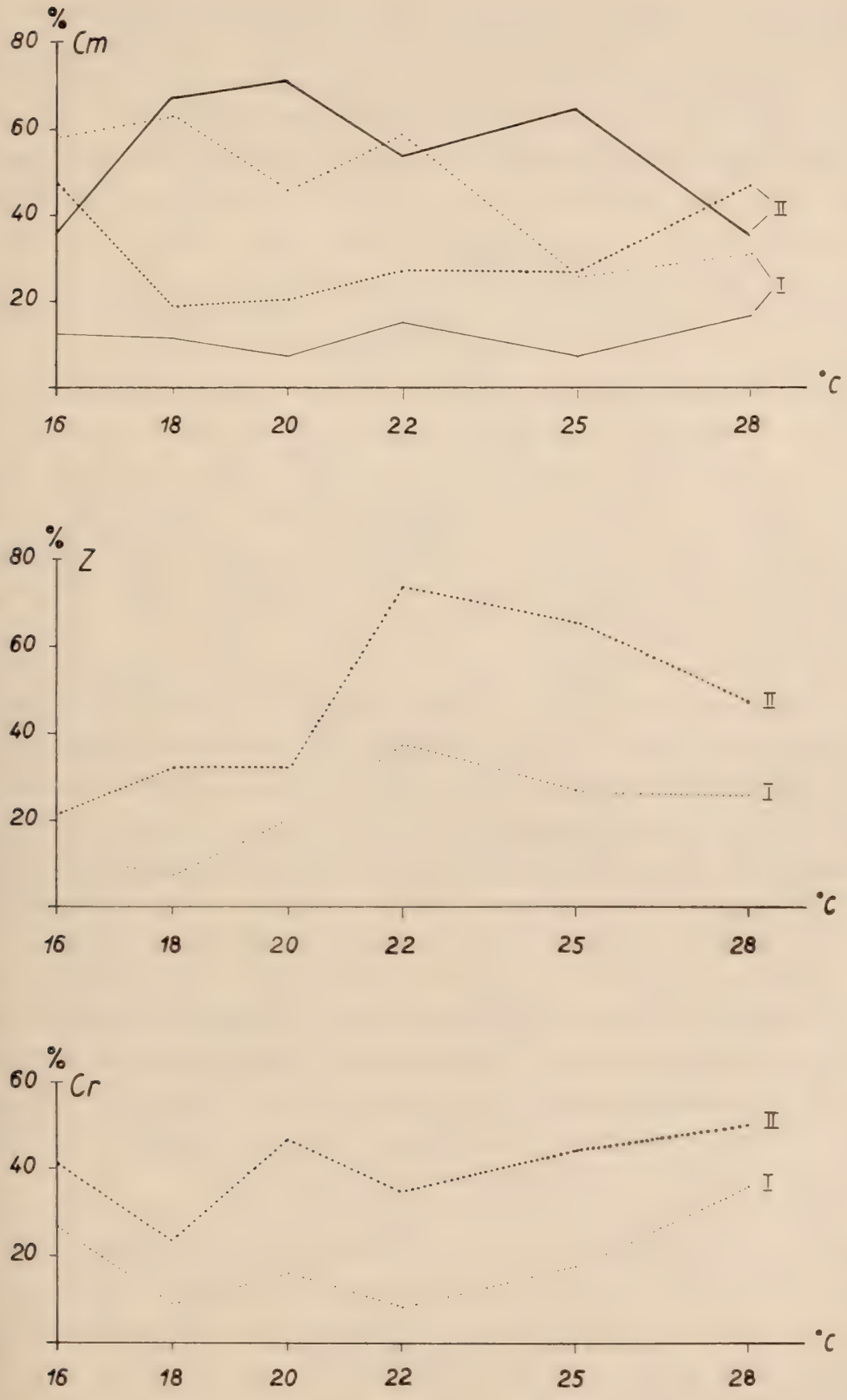

Abb. 2.

Temperaturabhängigkeit der Reaktion der Wirtsstämme Camargue (Cm), Zürich (Z) und Cairo (Cr). I, II: Kurven für die im I. Bzw. II. Larvenstadium infizierten Wirte. Zeichenerklärung siehe Abb. 1, S. 575.

Zwischen 18° und 25° ergeben sich keine bedeutenden Reaktionsschwankungen. Von 18°—20° findet stärkste Kapselbildung statt; zur Realisierung einer maximalen Kapselrate muss demnach die Versuchstemperatur innerhalb dieser Grenzen liegen.

Bei den Stämmen Cr und Z ist die Kapselbildung so gering, dass über ihre Abhängigkeit von der Temperatur keine Aussage gemacht werden kann (Abb. 2, Mitte und unten). Bei beiden Stämmen ist die Pigmentbildung offensichtlich dann stärker, wenn erst im II. Larvenstadium parasitiert wird. Das Auftreten von Pigment beruht hier nicht auf verhinderter Kapselbildung. (Vergl. S. 575). Das Pigment ist hier auch nicht, wie im Grossteil der Cm-larven, in wenigen verklebten Schollen vorhanden, sondern es ist feinkörnig in der ganzen Larve verteilt. Beide Stämme zeigen verschiedene Temperaturabhängigkeit ihrer Reaktionsraten: bei 22° erreicht Z ein deutliches Reaktionsmaximum, währenddem Cr bei dieser Temperatur relativ schwach reagiert. Das Reaktionsminimum fällt bei Cr auf 18°, bei Z auf 16°.

Standardisierte Versuchsmethode. Aus den besprochenen Temperatur- und Stadienversuchen ergab sich folgende, während der ganzen Arbeit beibehaltene Versuchsanordnung: Die Wirtslarven wurden von der Eiablage bis zum mittleren II. Stadium (ca. 55 Std. nach Eiablage) bei 25° C gehalten, dann in Halbrundschalen mit Standardfutter übertragen. Pro Schale wurden 40—60 Larven angesetzt und währen 2—4 Stunden 8—10 Wespenweibchen zur Parasitierung überlassen. Da es meistens darum ging, extrem verschiedene Reaktionsraten zu erhalten, d. h. also starke Kapselbildung, bzw. schwache Gesamtreaktion, wurde als Entwicklungstemperatur nach der Infektion 18° gewählt. Bei Versuchen, in denen hohe Pigmentreaktion erwünscht war, wurden die Larven nach der Infektion auf 22° gebracht. Seziert wurden die Larven immer erst nach der Pupariumbildung.

Die Kreuzungsversuche mit den Stämmen Cm, Cr und Z wurden noch nach der alten, unpräziseren Methode durchgeführt.

3. Ergebnisse

a) *Stammspezifität.*

Um möglichst extrem reagierende *Drosophila*stämme zu finden, wurde die stammspezifische Reaktion schon bekannter *Drosophila-*

stämme gegenüber *Pseudeucoila* nochmals überprüft und die Reaktionsfähigkeit von weiteren Wirtsstämmen untersucht. In Tabelle 1 sind die noch von SCHLEGEL-OPRECHT (1952) ermittelten Reaktionsraten der schon bekannten und einiger neuer Wildstämme, einiger Mutanten und der *Drosophila*arten *D. simulans* und *D. hydei* angeführt.

TABELLE 1. — Reaktion einiger Wildstämme und Mutanten von *Drosophila melanogaster* sowie von *D. simulans* und *D. hydei* (Wildstämme).

Wirt	Larven mit Kapseln	%	Larven mit Pigment	%	Larven ohne Reaktion	%	Total
Camargue (Cm) . .	50	43,5	17	14,9	48	41,7	115
Zürich (Z) . . .	13	31,5	11	27,0	17	41,5	41
Sevelen (Se) . .	5	3,0	24	14,6	133	82,4	162
Cairo (Cr) . .	14	7,1	1	0,6	101	92,3	196
Berlin	1	0,5	7	3,5	203	96,0	211
Eihoch	4	2,4	26	14,6	145	83,0	175
Berlin Inzucht . .	—	—	7	15,0	37	85,0	44
Oregon	6	4,0	31	20,7	113	75,3	150
Smarkand	21	12,3	8	4,8	144	82,9	173
ClB	27	10,5	61	23,8	169	65,7	257
Bar	4	3,2	12	9,6	112	87,2	128
L/Cy	3	7,5	6	15,0	31	77,5	40
Sb/D	5	5,2	20	20,8	71	74,0	96
D. simulans . . .	1	1,3	28	35,4	50	63,3	79
D. hydei	—	—	—	—	162	100,0	162

Die Reaktionsraten der schon bekannten Wirtsstämme bestätigen im Wesentlichen die 1952 von SCHLEGEL-OPRECHT publizierten Befunde. Eine Ausnahme bildet der Stamm Berlin; bei früheren Versuchen wies er Kapselraten von über 40% auf, während jetzt nur 0,5% gefunden wurden. Berlin scheidet deshalb aus der Auswahl neuer Versuchsstämme aus. Worauf die Reaktionsveränderung dieses Stammes beruht, ist nicht bekannt. Nebst Berlin zeigen die Stämme Cairo (Cr) und Sevelen (Se) die geringste Reaktionsfähigkeit und Camargue (Cm) und Zürich (Z) die stärkste. Von den mutierten Stämmen weist ClB eine relativ hohe Kapselrate auf. Im Gegensatz zu *Drosophila melanogaster* und *Drosophila simulans* zeigt *Drosophila hydei* überhaupt kein Reaktionsvermögen.

Für ihre Kreuzungsversuche verwendete Schlegel-Oprecht (1952) nach vorausgegangener Selektion die Wirtsstämme Cm und Se. Nach den Resultaten dieser Bestimmungen jedoch reagiert Cr schwächer als Se und Z annähernd so stark wie Cm. Ich verglich daher nochmals die Reaktionsraten dieser vier Stämme miteinander, um anschliessend die beiden extrem reagierenden für neue Kreuzungsversuche zu verwenden; die Reaktionsraten dieser Stämme sind in Abb. 3 dargestellt.

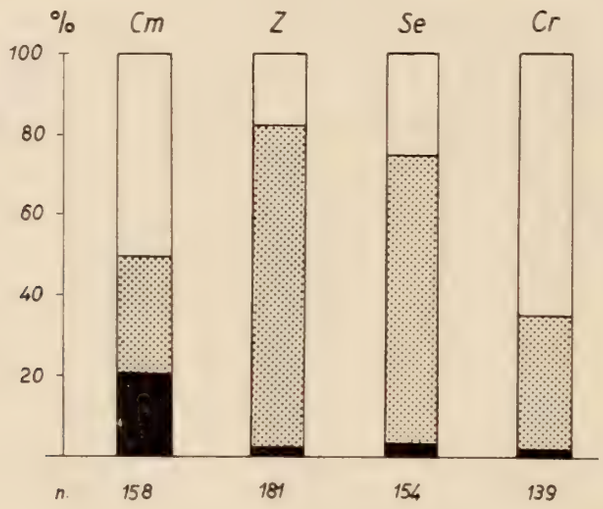

Abb. 3.

Reaktionsraten der Wirtsstämme Camargue (Cm), Zürich (Z), Sevelen (Se) und Cairo (Cr). n: Anzahl geprüfter Wirtslarven; Punktiert: Pigment; ausgefüllt: Kapseln; Leer: keine Reaktion. Gilt für alle weiteren Reaktionsratendarstellungen.

Der Wildstamm Cr reagiert deutlich am schwächsten (1,4% Kapseln, 33% Pigment) und ist deshalb für Kreuzungsexperimente geeigneter als Se. Cm wird als Kapselreichster (21% Kapseln), und Z als Pigmentreichster Stamm (80% Pigment) für weitere Versuche verwendet. Zwischen allen drei Stämmen bestehen gut gesicherte Reaktionsunterschiede (X^2-Methode, $P >> 0{,}001$).

Die Pigmentraten fallen in meinen Versuchen durchwegs höher aus als in den Bestimmungen von Schlegel-Oprecht. Dieser Unterschied beruht wahrscheinlich darauf, dass ich die Wirtslarven immer erst nach der Pupariumbildung sezierte, während Schlegel-Oprecht meist Larven des späten III. Stadiums öffnete (48 Std. nach Infektionsbeginn). Wie wir später noch zeigen (S. 48), wird die maximale Reaktionsfähigkeit von der Wirtslarve erst ca. 65 Stunden nach der Infektion erreicht (bei Infektion im mittleren

II. Stadium). Die bei Lupenvergrösserung sichtbare Reaktion kann sogar noch etwas später auftreten. Vor diesem Termin sezierte Wirtslarven enthalten häufig noch kein Pigment.

Zwei Jahre nach den Kreuzungsexperimenten mit den drei erwähnten Stämmen, sah ich mich gezwungen, nach neuen *Drosophila*stämmen zu suchen, weil sich Camargue (Cm) und Cairo (Cr) in dieser Zeit so sehr verändert hatten, dass sie schliesslich annähernd gleich reagierten. Tabelle 2 vergleicht die Reaktionsraten dieser beiden Stämme im Oktober 1954 und im März 1957.

Tabelle 2. — Veränderung der Reaktionsraten der Stämme Camargue und Cairo im Laufe von 2½ Jahren Laborzucht. Infizierender Parasit: Labor; Lv: (Wirts-)Larven.

Wirt	Datum	Lv mit Kapseln	%	Lv mit Pigment	%	Lv ohne Reaktion	%	Total
Camargue	Okt. 1954	46	67,0	13	19,6	9	13,4	68
	März 1957	15	14,0	47	44,0	45	42,0	107
Cairo . .	Okt. 1954	3	4,8	15	24,2	44	71,0	62
	März 1957	9	10,0	47	51,6	35	38,4	91

Tabelle 3.

Reaktionsraten weiterer Stämme verschiedener Herkunft.

Wirt (Wildstamm)	Larven mit Kapseln	%	Larven mit Pigment	%	Larven ohne Reaktion	%	Total
Alexandria	4	6,2	18	28,3	42	65,5	64
Fayam (Afrika) . .	3	3,8	36	45,6	39	50,6	78
Safa ,, . .	8	13,7	18	20,5	32	66,8	58
Nubas ,, . .	3	6,6	16	33,9	28	59,5	47
Bex (Schweiz, Wallis)	58	59,7	24	26,8	15	15,5	97
Uganda (Afrika) . .	100	89,3	12	10,7	—	—	112
Hindelbank (Hi) (Schweiz, Bern) .	122	97,6	3	2,4	—	—	125
Luxor (Lx)	3	2,9	21	20,0	81	77,1	105

In Tabelle 3 sind die Reaktionsraten von neu geprüften Stämmen verschiedener, geographischer Herkunft aufgeführt. Als infi-

zierenden Parasiten verwendete ich Wespen des inzwischen neu eingefangenen Stammes Erlenbach (E), (S. 585,586), die auf die Wirtslarven denselben Effekt ausüben wie die bis dahin gebrauchten Laborwespen.

Die stark reagierenden Stämme Bex, Uganda, und Hindelbank (Hi) weisen gegen alle übrigen gut gesicherte Reaktionsunterschiede auf. Auffällig sind vor allem Hi und Uganda durch 100%-ige Reaktionsfähigkeit und extrem hohe Kapselraten. Luxor (Lx) zeigt eine, gegen alle übrigen Stämme gesicherte, geringe Abwehrfähigkeit. Hi und Lx wurden daher zu weiteren Kreuzungsversuchen verwendet.

b) *Kreuzungsversuche.*

Zuerst wiederholte ich ein schon von Schlegel-Oprecht ausgeführtes, noch unveröffentlichtes Experiment, ich kreuzte die beiden

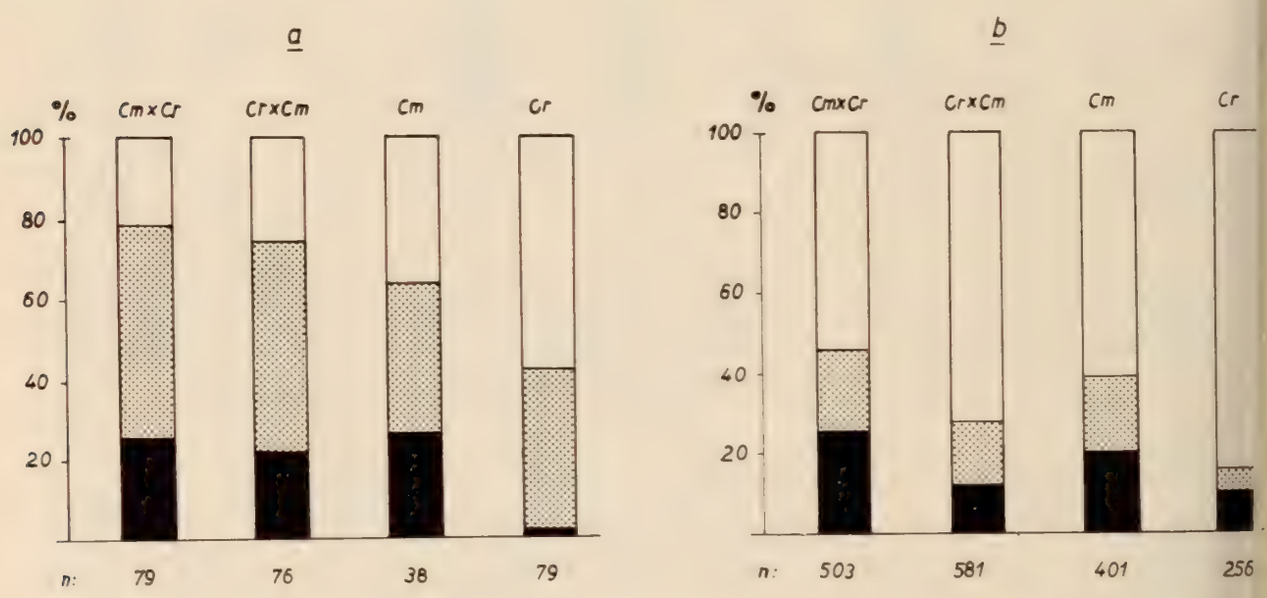

Abb. 4.

Reaktionsraten der F_1 der Kreuzungen Camargue × Cairo (Cm) × (Cr); und Cairo × Camargue (Cr × Cm). *a)* eigener Versuch; *b)* Versuch von Schlegel-Oprecht. Darstellung wie Abb 3., S. 580.

damals bekannten, in Bezug auf Kapselbildung extrem reagierenden Stämme Camargue (Cm) und Cairo (Cr). In Abb. 4 sind die Resultate der von Schlegel-Oprecht und mir durchgeführten Kreuzungen dargestellt.

Aus beiden Darstellungen geht hervor, dass die F_1 im Wesentlichen gleich reagiert wie der stark reaktionsfähige Elter (X^2-Me-

thode, P = 0,005). Kapsel- und Pigmentrate sind jeweils etwas höher, wenn die Mutter dem Stamme Camargue angehört. Analoge Resultate ergaben auch die vier Jahre später von mir durchge-

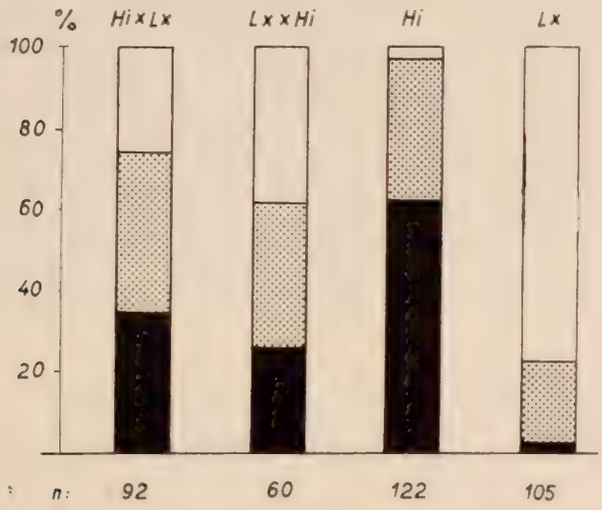

Abb. 5.

Reaktionsraten der F_1 der Kreuzungen Hindelbank × Luxor (Hi × Lx) und Luxor × Hindelbank (Lx × Hi). Infizierender Parasitenstamm: Erlenbach (E). Darstellung wie in Abb. 3, S. 580.

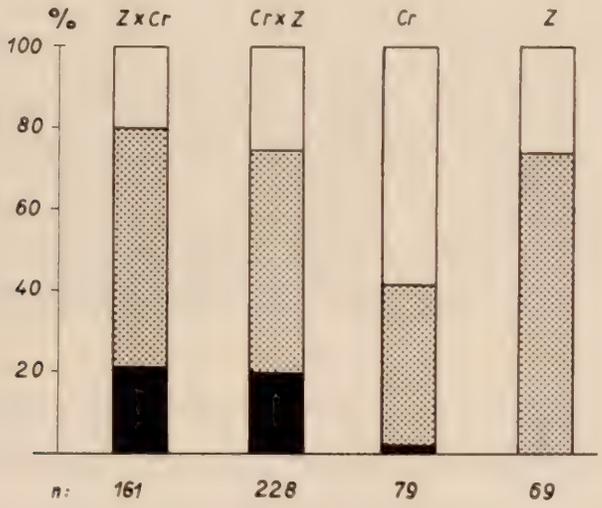

Abb. 6.

Reaktionsraten der F_1 der Kreuzungen Zürich × Cairo (Z × Cr) und Cairo × Zürich (Cr × Z). Darstellung wie in Abb. 3, S. 580.

führten Kreuzungsversuche mit den Stämmen Hindelbank (Hi) und Luxor (Lx); als infizierenden Parasiten brauchte ich für diese Bestimmungen den inzwischen neu eingefangenen Wespenstamm Erlenbach (E) (S. 585, 586).

In einem weiteren Versuch kreuzte ich die beiden Stämme mit extremer Pigmentbildung, also Zürich (Z) und Cairo (Cr). Die Resultate dieser Versuche sind in Abb. 6 zusammengestellt.

Die Pigmentbildung der F_1 scheint in beiden Fällen derjenigen des Stammes Z gegenüber etwas herabgesetzt zu sein, betrachtet man hingegen die Gesamtreaktion der beiden reziproken Kreuzungen, so variiert sie zwischen 70% und 80%, ist also derjenigen von Z gleich. Die erstaunlich hohe Kapselrate muss als Heterosiseffekt gedeutet werden. Bei dieser Kreuzung, wie auch bei den vorangegangenen, reagiert die F_1 dann etwas stärker, wenn die Mutter der reaktionsfähigere Elter ist, in diesem Falle also zum Stamme Z gehört.

4. Diskussion

Das Reaktionsvermögen der neu untersuchten *Drosophila*-stämme gegenüber *Pseudeucoila* ist eindeutig stammspezifisch; zwischen vielen Wirtsstämmen bestehen gut gesicherte Reaktionsunterschiede.

Die hier besprochenen Kreuzungsversuche mit Stämmen unterschiedlicher Kapselreaktion bestätigen die Resultate der von Schlegel-Oprecht (1952) publizierten Experimente mit den Stämmen Sevelen und Camargue. Ihre Annahme, dass die Abwehrreaktion auf genetischer Grundlage beruhe, und dass es sich um ein polyfaktorielles System mit teilweiser Dominanz und unvollständiger Penetranz handle, wird gestützt durch die neuerlichen Versuche. Auf die polygenische Grundlage weisen folgende Befunde hin:

1. Die Reaktion gegen den Parasiten manifestiert sich verschiedenartig, es können Kapseln oder Pigment entstehen; selbst die Pigmentbildung zeigt stammspezifische Unterschiede, z. B. ist das Pigment bei Cm grobschollig, bei Cr und Z jedoch feinkörnig.

2. Die bemerkenswert hohe Kapselrate bei der F_1 der beiden Kreuzungen der Stämme Cr und Z (S. 583) kann auf Heterosis beruhen.

3. Die stammspezifische Reaktion ist oft ziemlich starken Veränderungen innerhalb relativ kurzer Zeit unterworfen (S. 581). Diese Veränderungen erfolgen mehr oder weniger kontinuierlich.

Für Dominanz sprechen alle durchgeführten Kreuzungen: die F_1 reagiert immer im selben Masse wie der stark reaktionsfähige Elter. Die Penetranz häng deutlich ab vom Alter der Wirtslarve zur Zeit der Infektion und von der Temperatur während der Entwicklungszeit; sie ist somit zumindest dann unvollständig, wenn in diesen beiden Belangen nicht optimale Bedingungen herrschen. Die Tatsache, dass in allen Experimenten die F_1 dann merklich stärker reagiert, wenn die Mutter der reaktionsstarke Kreuzungspartner ist, lässt vermuten, dass einzelne Realisationsfaktoren durch das Eiplasma übertragen werden.

III. WIRKUNG DES PARASITEN AUF DIE REAKTION DES WIRTES

1. Problem und Technik

Da Kapselbildung bei *Drosophila* gegen *Pseudeucoila* vor dem Einfangen eines neuen Wespenstammes (Schlegel-Oprecht, 1952) niemals beobachtet wurde, lag die Vermutung nahe, dass die Reaktion der Wirtslarven auch vom Genotypus der Parasiten abhängig sei. Versuche mit verschiedenen, geographisch isolierten *Pseudeucoila*stämmen führten zu Resultaten, aus denen sich einige Ansätze zur Deutung der Reaktionsauslösung beim Wirt ergeben.

Gearbeitet wurde mit dem von Schlegel-Oprecht (1952) untersuchten Wespenstamm Labor (L), der in der Umgebung von Zürich eingefangen worden war und mit den beiden neuen, nach ihren Fundorten benannten Wildstämmen Erlenbach (E; Zürich, Schweiz) und Brissago (Br; Tessin, Schweiz). Als Wirte wurden Larven verschiedener, aus dem vorangehenden Kapitel bekannter *Drosophila*stämme benützt. Der verwendete Wirtsstamm wird beim Bespechen der einzelnen Experimente jeweils angegeben.

Die Bestimmungen sämtlicher Reaktionsraten wurden nach der in Kapitel II (S. 578) angegebenen, standardisierten Versuchsmethode ausgeführt. Um die Reaktionsraten der Wirtslarven auf blosse, stichartige Verwundung zu prüfen, wurden diese zur gleichen Zeit, da normalerweise die Parasitierung erfolgt, also im mittleren II. Stadium, in voll narkotisiertem Zustande, durch fein geschliffene Metallnadeln abdominal angestochen. Steril behandelte

Wirtslarven wurden nach der Wundsetzung während 30-40 Min. auf sterilem Filterpapier belassen und erst anschliessend in die mit Futter versehenen Halbrundschalen übertragen.

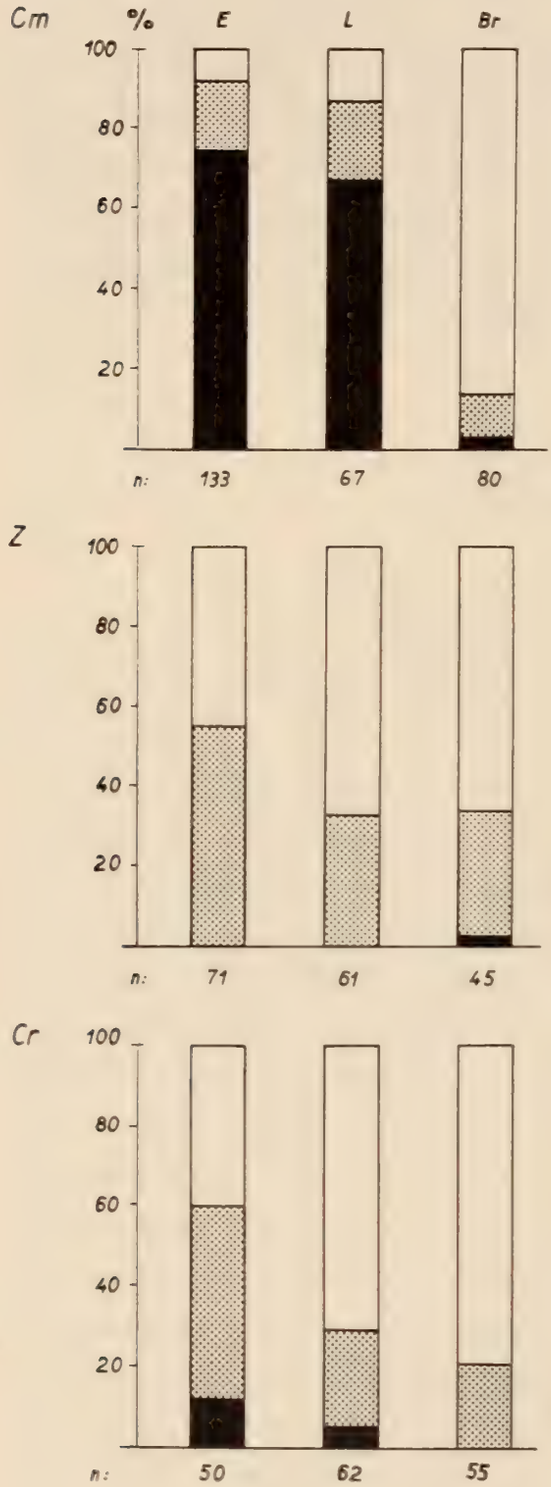

Abb. 7.
Reaktionsraten der Wirtsstämme Camargue (Cm), Zürich (Z) und Cairo (Cr) bei Infektion durch die drei Wespenstämme Erlenbach (E), Labor (L) und Brissago (Br). Darstellung wie in Abb. 3, S. 580.

2. Ergebnisse

a) *Stammspezifische Reaktionsauslösung durch verschiedene Parasitenstämme.*

Um die Wirkung der beiden neuen *Pseudeucoila*stämme E und Br auf die Reaktion der Wirtslarven zu prüfen, liess ich *Drosophila*larven der drei Stämme Camargue (Cm), Cairo (Cr) und Zürich (Z) je durch E- und Br-Wespen parasitieren. Die Infizierten Wirtslarven wurden nach der Verpuppung seziert und ihre Reaktion gegen den Parasiten festgestellt. Vergleichshalber wurde nochmals die Reaktion der drei Wirtsstämme gegen den schon bekannten Wespenstamm L überprüft. Die Reaktionen dieser Parasiten-Wirts- Kombinationen sind in Abb. 7 zusammengestellt.

Gegen E wird von allen drei Wirtsstämmen am heftigsten reagiert. Die Reaktion gegen den bisher verwendeten Stamm L ist nicht viel schwächer; so besteht zwischen den Reaktionen des Wirtsstammes Camargue gegen E und L kein gesicherter Unterschied. Diese

fast gleiche Wirkung von L und E erscheint nicht unerwartet, da beide aus der Umgebung von Zürich stammen, zwischen dem Einfangen dieser beiden Stämme vergingen allerdings fünf Jahre. Dagegen wird offensichtlich von allen Wirtslarven viel schwächer reagiert auf Infektion durch Br- Wespen. Diese Verminderung der Reaktion ist vorallem auffällig bei dem an sich stark reaktionsfähigen Stamm Camargue. Dieser zeigt nach Parasitierung durch Br- Wespen niedrigere Reaktionsraten als der an sich

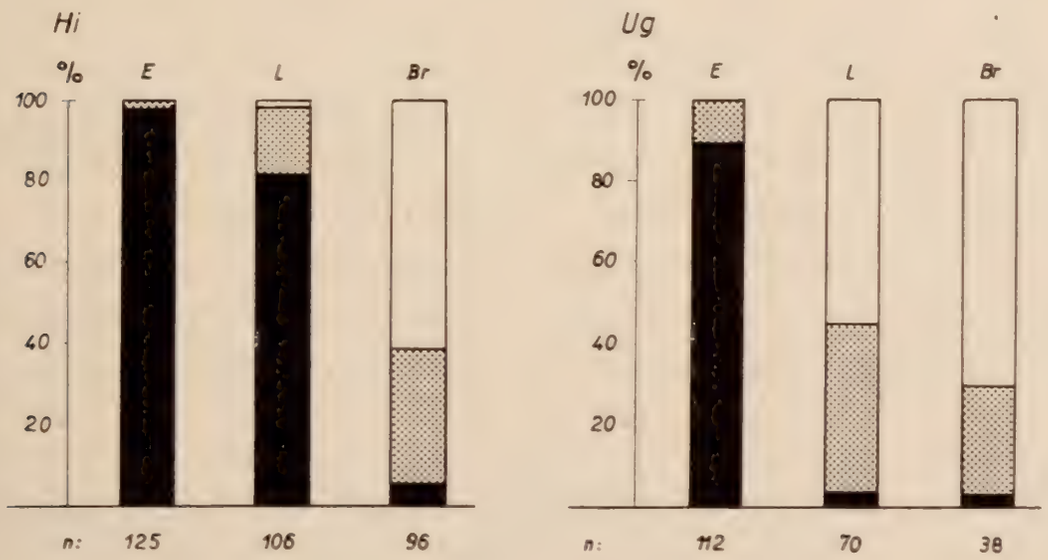

Abb. 8.
Reaktionsraten der Wirtsstämme Hindelbank (Hi) und Uganda (Ug) bei Infektion durch die Parasitenstämme Erlenbach (E), Labor (L) und Brissago (Br). Darstellung wie in Abb. 3, S. 580.

schwach reaktionsfähige Stamm Cairo bei L- und E- Infektion (S. 586). Die Reaktion von Cairolarven gegen Br- Wespen ist ebenfalls schwächer als gegen E- Wespen. Dagegen lässt sich beim Wirtsstamm Zürich kein gesicherter Unterschied feststellen zwischen den Reaktionen gegen die beiden Wespenstämme. Da zur Bestimmung der Kapselraten und der Reaktionsunterschiede die Wirtslarven auf 18° gehalten wurden (S. 577), fiel die Pigmententwicklung der Zürichlarven relativ schwach aus.

In einem späteren Versuch verglich ich die Reaktionsraten der beiden extrem reaktionsfähigen *Drosophila*stämme Hindelbank (Hi) und Uganda (Ug) bei Infektion durch die drei *Pseudeucoila*stämme. (Abb. 8)

Wie im letzten Versuch ist die Reaktion beider Wirtsstämme gegen E am heftigsten, gegen Br jedoch nur sehr schwach. L-wespen

wirken auf den Wirtsstamm Hindelbank etwas weniger stark, auf Uganda jedoch wesentlich schwächer als E-wespen.

Beide Versuchsserien zeigen, dass die Wirkung verschiedener *Pseudeucoila*stämme auf *Drosophila*larven stammspezifisch ist: E verursacht heftige Abwehrreaktion bei einem an sich reaktionsfähigen Wirtsstamme, L wirkt meist annähernd so stark wie E, währenddem gegen Br nur schwach reagiert wird.

b) *Kreuzungsversuche.*

Zur weiteren Analyse dieser stammspezifischen Reaktionsauslösung wurden Kreuzungsversuche zwischen den beiden extrem verschieden wirkenden *Pseudeucoila*stämmen durchgeführt, also zwischen Erlenbach (E) und Brissago (Br). Als Wirt wurde der stark reaktionsfähige Stamm Camargue (Cm) benützt.

Es besteht unter Anderem auch wegen der parthenogenetischen Entstehung der *Pseudeucoila*männchen, die Möglichkeit, dass Parasitenlarven verschiedenen Geschlechts verschieden häufig eingekapselt werden. Dies müsste sich durch eine Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses innerhalb der Kreuzungszuchten anzeigen. Daher waren zuerst Kontrollbestimmungen für das Geschlechtsverhältnis der beiden Parasitenstämme notwendig. Zur Ermittlung des normalen Geschlechtsverhältnisses zählte ich die geschlüpften Männchen und Weibchen aus gewöhnlichen Flaschenzuchten (in einer Flasche mit Standardfutter wurden 6-8 Drosophilapaare und 3-4 Pseudeucoilapaare angesetzt). Als Wildstamm wurde, wegen seiner geringen Einkapselungtendenz, Zürich (Z) gewählt; so konnte das Geschlechtsverhältnis der Wespen wenig verändert werden.

Das von Jenni (1954) angegebene Geschlechtsverhältnis für seinen Wespenstamm, ermittelt an Gelegen einzelner Weibchen ohne Überinfektion betrug: ♀:♂ = 1 : 0,78; dieses ist von den in Tab. 4 angegebenen Verhältnissen nicht wesentlich verschieden, da Schwankungen von Kultur zu Kultur infolge von teilweiser Überinfektion und verschiedenem Befruchtungsgrad der Eier-legenden Weibchen beträchtlich sind.

Gekreuzt wurden nun unbesamte Weibchen des *Pseudeucoila*stammes E, bzw. Br mit Br-, bzw. E-Männchen. Die so von stammfremden Männchen befruchteten Weibchen wurden auf Cm-Wirtslarven angesetzt; diese wurden nach der Verpuppung auf ihre Reaktion geprüft.

TABELLE 4.

Geschlechtsverhältnis der beiden *Pseudeucoila*stämme Erlenbach (E) und Brissago (Br). Wirtsstamm: Zürich (Z).

Flaschennummer	Erlenbach		Brissago	
	♀	♂	♀	♂
1	42	33	45	47
2	94	33	79	66
3	123	121	83	76
4	10	14	215	199
5	40	50	153	109
6	56	89	—	—
Total	365	340	575	497
Verhältnis	1 : 0,9		1 : 0,86	

TABELLE 5. — Reaktion des Wirtsstammes Camargue (Cm) gegen Parasitenembryonen aus den reziproken Kreuzungen der Stämme Brissago (Br) und Erlenbach (E).

Infekt. durch	Reaktion des Wirtes Cm						Überinfektion		Geschlechtsverhältnis aus Schlüpfraten	
	Kapseln		Pigment		Keine Reakt.		Total Wirte	Total Paras.	♀	♂
	Anz.	%	Anz.	%	Anz.	%				
E × Br	279	62,7	133	31,2	29	6,1	441	596	120	70
Br × E	2	0,5	157	38,9	244	60,6	403	419	131	138

In Tabelle 5 ist neben den Reaktionsraten der Wirtslarven auch die totale Anzahl der in diesen Wirten gefundenen Parasitenembryonen eingetragen; damit gewinnen wir ein Mass für eventuelle Überinfektion, die sich in einer Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses zu Gunsten der Weibchen auswirkt. In Wirtslarven, die Parasiten beiderlei Geschlechts enthalten, sind nämlich immer die

diploiden Weibchen erfolgreich (Jenni, 1951). Gleichzeitig züchtete ich Kontrollen zur Bestimmung des Geschlechtsverhältnisses der Parasitenembryonen. Die Cm-larven dieser Kontrollschalen wurden von denselben Wespenindividuen infiziert wie die auf ihre Abwehrreaktion geprüften, sezierten Wirtslarven aus den entsprechenden Schalen; jene Parasitenlarven wurden jedoch bis zum Schlüpfen ihrer normalen Entwicklung überlassen und das Geschlechtsverhältnis durch Auszählen der geschlüpften Wespen bestimmt.

Gegen die Parasiten der beiden Kreuzungen wird gesichert verschieden reagiert: über 60% der Embryonen der Kreuzung E × Br werden eingekapselt, von denjenigen der reziproken Kreuzung jedoch nur 0,5%. Dagegen ist die Pigmentbildung in beiden Fällen gleich stark. Es wird also gegen Bastardembryonen ähnlich reagiert wie gegen Individuen des mütterlichen Stammes (Vergl. S. 586) E/Cm: 75,2% Kapseln, 17,0% Pigment; Br/Cm: 2,5% Kapseln, 10,0% Pigment.) Eine leichte Beeinflussung der Wirtsreaktion durch den männlichen Kreuzungspartner scheint jedoch vorhanden zu sein. So wird gegen die F_1 der Kreuzung E × Br schwächer reagiert als gegen reine E-Embryonen und gegen die F_1 der Kreuzung Br × E etwas stärker als gegen homozygote Br-Embryonen.

Die Annahme liegt nun nahe, dass die hohe Einkapselungsrate bei der Kreuzung E × Br wegen der rund 50% haploiden, d. h. reinen E-Embryonen zustande kommt, da ja gegen homozygote und hemizygote E-Embryonen normalerweise stark reagiert wird. Dagegen entstehen bei der reziproken Kreuzung 50% haploide Br-Embryonen, gegen welche die Reaktion normalerweise schwach ausfällt. Sollte es sich bestätigen, dass bei der Kreuzung E × Br vorwiegend die haploiden, männlichen E-Keime eingekapselt werden, müsste sich dies durch eine starke Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses zu Gunsten der Weibchen bemerkbar machen.

Bei der Kreuzung Br × E (Tab. 5) sind Einkapselung und Überinfektion so gering, dass sie das Geschlechtsverhältnis nicht wesentlich verändern können, was die betreffende Schlüpftratenkontrolle auch zeigt: das Verhältnis ♀:♂ beträgt 1: 1,05 und weicht somit wenig ab von demjenigen, das für die beiden Parasitenstämme aus den Flaschenzuchten ermittelt wurde. Anders verhält es sich bei der reziproken Kreuzung E × Br: die Schlüpfratenkontrollen

zeigen einen grossen Überschuss an Weibchen, und es fragt sich nun, ob an diesem Überschuss allein Überinfektion schuld ist, oder ob noch andere Faktoren mitspielen.

Bei der Eiablage wurde massiv überinfiziert: 441 Wirtslarven sind mit 596 Parasiteneiern belegt. Bei Vernachlässigung von dreifach parasitierten Wirten enthalten 155 (596-441) *Drosophila*larven zwei Wespeneier, wovon die Hälfte, also 77 je ein weibliches und ein männliches, wenn wir annehmen, dass ungefähr gleich viele befruchtete und unbefruchtete Eier abgelegt werden. In diesen 77 Wirtslarven entwickeln sich also 77 *Pseudeucoila*-Weibchen anstatt 38 Weibchen und 38-39 Männchen. Bei diesem Grad von Überinfektion müssten von 441 Wespen 38 Weibchen mehr schlüpfen als es einem 1:1-Verhältnis entspräche, d. h. es müssen rund 1/12 (441 : 38 = 11,5) mehr Weibchen und weniger Männchen entstehen, als unter denselben Umständen ohne Überinfektion und selektive Einkapselung erwartet wird. Von den entsprechenden Kontrollen, bei denen mit der gleichen Überinfektion gerechnet werden muss, schlüpften insgesamt 190 Wespen. Ohne Überinfektion und selektive Kapselbildung, unter der Voraussetzung eines 1 : 1 Verhältnisses, würden 95 Weibchen und 95 Männchen erwartet. Bei der bestehenden Überinfektion jedoch muss mit 1/12 mehr Weibchen, bzw. weniger Männchen gerechnet werden. 190 : 12 = 16. Es werden also 111 (95 + 16) Weibchen und 79 (95 — 16) Männchen erwartet. Effektiv schlüpften 120 Weibchen und 70 Männchen. Zwischen der Erwartung und dem Kontrollergebnis besteht kein gesicherter Unterschied. (X^2—Methode, P = 0,2)

Die vorhandene Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses zu Gunsten der Weibchen bei der Kreuzung E × Br beruht also lediglich auf Überinfektion und steht in keinem Zusammenhang mit der hohen Kapselrate; männliche und weibliche Parasitenembryonen werden wahllos eingekapselt. Bei den Kreuzungen zwischen den Stämmen Erlenbach (E) und Brissago (Br) ist also die Wirkung auf die Reaktion der Wirtslarven vom Geschlecht der Parasitenembryonen unabhängig, jedoch besteht eine klare Abhängigkeit der Reaktion vom Genotypus der infizierenden Mutter.

Ich liess nun unbefruchtete F_1-Weibchen aus den beiden reziproken Kreuzungen wiederum Camargue-Larven parasitieren. Der Genotypus der Eier-legenden Mütter war in beiden Fällen gleich, nämlich E/Br. Alle ihre Eier waren haploid, entwickelten sich also zu männlichen Embryonen der Genotypen $^{E}/$ und $^{Br}/$ zu je 50%. Die so parasitierten Wirtslarven wurden auf ihre Abwehrreaktion geprüft. In Tabelle 6 sind die Reaktionsraten gegen diese partheno-

genetische F_2-Generation dargestellt, zum Vergleich wurden auch die Reaktionsraten gegen die entsprechende F_1-Generation angegeben.

Tabelle 6. — Reaktion des Wirtsstammes Camargue gegen F_1 und parthenogenetische F_2 der reziproken Kreuzungen zwischen den beiden Wespenstämmen Erlenbach (E) und Brissago (Br).

Reaktion gegen	F_1 der Kreuzung		parthenogenetische F_2 der Kreuzung	
	E × Br	Br × E	E × Br	Br × E
Genotyp des infiz. ♀ . .	E/E	Br/Br	E/Br	E/Br
Kapseln %	62,7	0,5	9,3	4,8
Pigment %	31,2	38,9	38,3	40,0
Keine Reakt. % . . .	6,1	60,0	52,4	55,2
n	441	403	86	83
Genotyp der Embryonen	E/Br E/	Br/E Br/	E/ Br/	E/ Br/

Die Reaktion gegen die haploide F_2-Generation ist in beiden Gruppen gleich (X_2-Methode, $P = 0{,}5$), sie ist etwas stärker als diejenige gegen die F_1-der Kreuzung Br × E (X_2-Methode, $P << 0{,}01$) und wesentlich schwächer als die Reaktion gegen die F_1 der Kreuzung E × Br. Man könnte sie als abgeschwächte, intermediäre Reaktion bezeichnen. Diese schwache Reaktion gegen die parthenogenetische F_2 zeigt klar, dass nicht einfach die homozygoten, bzw. haploiden E-Embryonen eingekapselt werden. Beträgt doch der Anteil haploider F_2-Erlenbach-Embryonen in beiden Testgruppen 50%, bei der Einkapselungstendenz des Wirtsstammes Camargue dem Parasitenstamm E gegenüber (S. 586) müssten somit über 30% Kapsel-bildende Wirtslarven erwartet werden.

Zwei Jahre nach Abschluss dieser Kreuzungsversuche wurde ein gleiches Kontrollexperiment durchgeführt. Als Wirtsstamm wurde diesmal nicht Camargue, sondern Hindelbank (Hi) verwendet. Der stärkeren Reaktionstendenz dieses Stammes entsprechend (S. 587), wurde bei diesen Kreuzungen durchgehend mit

etwas höheren Reaktionsraten gerechnet. Die Abwehrreaktion gegen die F_1 und gegen die parthenogenetische F_2 der beiden reziproken Kreuzungen zwischen E und Br ist in Tab. 7 dargestellt.

TABELLE 7. — Reaktion des Wirtsstammes Hindelbank gegen die F_1 und parthenogenetische F_2 der Kreuzungen zwischen den Stämmen Erlenbach (E) und Brissago (Br).

Reaktion gegen	Reaktion des Wirtsstammes Hindelbank						
	Kapseln		Pigment		Keine Reakt.		Total
	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	
F_1 der Krzg. E × Br	35	49,3	35	49,3	1	1,4	71
Parthenog. F_2 aus E × Br . .	7	29,2	11	45,8	6	25,0	24
F_1 der Krzg. Br × E	1	1,4	19	25,7	54	72,9	74
Parthenog. F_2 aus Br × E . .	5	27,8	7	38,9	6	33,3	18

Die Reaktion des Wirtsstammes Hindelbank gegen die beiden Generationen der reziproken Kreuzungen ist analog derjenigen des Stammes Camargue (Tab. 6, S. 592). Gegen die F_1 wird ähnlich reagiert wie gegen den homozygoten, mütterlichen Stamm. Die Reaktionsraten gegenüber der F_2 beider Kreuzungen sind gleich und verhalten sich ausgesprochen intermediär verglichen mit denjenigen gegenüber der F_1.

Die Resultate der Kreuzungsversuche zwischen den beiden Wespenstämmen E und Br lassen die Annahme einer genetischen Grundlage der stammspezifischen Einwirkung auf die Wirtreaktion zu. Die Wirtsreaktion gegen die F_1 entspricht im Wesentlichen der Reaktion gegen Embryonen des mütterlichen Stammes. Immerhin scheint ein gewisser Einfluss des männlichen Elter vorhanden zu sein. So wird gegen heterozygote Embryonen von E-Müttern nicht

ganz so stark reagiert wie gegen homozygote E-Embryonen. Gegen die parthenogenetische F_2 der reziproken Kreuzungen, die in beiden Fällen von heterozygoten Müttern stammt, wird intermediär reagiert, verglichen mit den Reaktionen gegen Embryonen, die von homozygoten E-, bzw. Br- Müttern stammen.

c) *Reaktionsauslösung und Reaktionsunterdrückung durch den Parasiten.*

Um den Einfluss der Parasitierung auf die Wirtslarven zu analysieren, wurde zunächst versucht, wie blosse Verwundung auf Wirtslarven wirkt. Die Wunde sollte derjenigen ähnlich sein, die durch den Legestachel der parasitierenden Wespe verursacht wird. Ich wählte daher die auf S. 585 beschriebene Anstichmethode. Einer Anzahl *Drosophila*larven der beiden auf Parasitierung hin extrem verschieden reagierenden Stämme Luxor (Lx) und Hindelbank (Hi) wurde durch fein geschliffene Nadeln eine Stichwunde zugefügt. Nach der Verpuppung wurden die so behandelten Larven auf eventuelle Reaktion geprüft. Dabei stellte sich heraus, dass schon allein durch diese Verletzung z. T. Pigmentbildung auftritt, und zwar ungeachtet dessen, ob die Verwundung steril oder unsteril erfolgt. Die Reaktionsraten der beiden Drosophilastämme auf blossen Anstich hin sind in Tab. 8 zusammengestellt.

Tabelle 8. — Reaktion der beiden *Drosophila*stämme Hindelbank und Luxor auf experimentellen Anstich.

Stamm	Pigment		Keine Reaktion		Total
	Anzahl	%	Anzahl	%	
Hindelbank	63	60,0	42	40,0	105
Luxor	11	16,7	55	83,3	66

Wie bei Infektion durch Labor- oder Erlenbachwespen reagiert Hindelbank (Hi) auf blossen Anstich stark, Luxor (Lx) dagegen nur schwach. Die Reaktionsraten erreichen allerdings nicht die gleiche Höhe wie bei Parasitierung. Auffallend ist, dass bei Hi-Larven, die auf Infektion hin mit intensiver Kapselbildung re-

agieren, im Falle von experimenteller Verwundung das Pigment in grossen Schollen im Abdomen lokalisiert ist (Vergl. S. 575), währenddem es in Lx-Larven feinkörnig verteilt ist, wie bei normaler Parasitierung. Stammspezifische Reaktion tritt bei *Drosophila*larven also schon bei blossem Anstich auf und beruht nicht auf einer spezifischen Einwirkung des Parasiten. Wird von einem reaktionsfähigen Wirtsstamm gegen bestimmte Parasiten nicht reagiert, wie dies Br-Wespen gegenüber der Fall ist, so müssen diese Parasiten die Wirtsreaktion unterdrücken.

Um festzustellen, ob der Parasitenstamm Brissago (Br) tatsächlich eine reaktionshemmende Wirkung auf die Larven reaktionsfähiger Wirtsstämme ausübt, wurden „Doppelinfektions- Versuche" durchgeführt. Larven des stark reaktionsfähigen Stammes Hi wurden im II. Larvenstadium im Abstand von 9 ± 1 Stunde zweimal parasitiert, das erste Mal durch Br-Wespen, das zweite Mal durch E-Wespen. In einer weiteren Versuchsserie liess ich die Wirtslarven im gleichen Zeitabstand in umgekehrter Reihenfolge infizieren. In der Dritten Serie setzte ich gleichzeitig Wespen beider Stämme auf die Wirtslarven, so dass Parasitierung simultan erfolgte. Als Kontrolle verwendete ich Hi-Larven, die ebenfalls im Abstand von 9 ± 1 Std. zweimal von E-Wespen, gegen welche normalerweise heftig reagiert wird, infiziert wurden.

Im Falle einer Reaktionsunterdrückung durch Br muss erwartet werden, dass die von beiden Parasitenstämmen infizierten Wirtslarven weniger reaktionsfähig sind als die Kontrollarven. Eine Abhängigkeit dieser Reaktionsunterdrückung von der Zeit würde sich eventuell durch Reaktionsunterschiede zwischen den drei Versuchsserien anzeigen.

In Tabelle 9 sind die Reaktionsraten der drei Versuchsserien und der Kontrollserie angegeben. Für die Bestimmung der Reaktionsraten wurden nur Wirtslarven gezählt, die mindestens zwei Parasitenembryonen enthielten, die also höchst wahrscheinlich zu beiden Infektionszeiten parasitiert wurden. Anschliessend sind in Tabelle 10 die Anteile eingekapselter Parasitenembryonen in % aller gefundenen Embryonen angegeben, wobei auch diejenigen mitzählten, die sich in nur einfach infizierten Wirtslarven fanden.

Aus diesen Versuchen ergibt sich eindeutig eine Reaktionsunterdrückung durch den Parasitenstamm Brissago (Br). Alle drei von beiden Parasitenstämmen infizierten Versuchsserien reagieren

Tabelle 9. — Reaktion des Wirtsstammes Hindelbank bei Doppelinfektion im Abstand von 9 ± 1 Std. durch die Parasitenstämme Erlenbach (E) und Brissago (Br).

n: Anzahl sezierter Wirtslarven.

Infiziert durch	a) 1. E, 2. E	b) 1. Br, 2. E	c) 1. E, 2. Br	d) Br, E simultan
Kapseln % . . .	86,8	10,8	25,2	32,2
Pigment % . . .	11,1	62,2	63,6	57,1
Keine Reaktion %	2,1	27,0	11,2	10,7
n	99	111	107	149
Lokalisation des Pigmentes .	Meist nur der jüngere Embryo eingekapselt.	Immer am jüngeren Embryo angelagert.	Frei in Schollen	z. T. angelagert und z. T. in Schollen.

Tabelle 10. — Anzahl und % eingekapselter Parasitenembryonen bei Doppelinfektion durch die Parasitenstämme Erlenbach (E) und Brissago (Br).

Wirtsstamm: Hindelbank.

Infiziert durch	Eingekapselte Parasitenembryonen Anzahl	Eingekapselte Parasitenembryonen %	Freie Parasitenembryonen Anzahl	Freie Parasitenembryonen %	Total
a) 1. E . . . . . 2. E	160	64,7	87	35,3	247
b) 1. Br . . . . . 2. E	13	5,7	216	94,3	229
c) 1. E . . . . . 2. Br	38	16,8	189	83,2	227
d) E. Br simultan.	56	18,1	252	81,9	308

weit schwächer als die Kontrollserie (*a*). Br. unterdrückt folglich nicht nur die Reaktion gegen stammeigene, sondern auch gegen stammfremde Parasiten, gegen welche normalerweise stark reagiert wird, was durch den niedrigen Prozentsatz eingekapselter Parasitenembryonen einerseits und durch die niedrigen Kapselraten der Wirtslarven anderseits klar hervorgeht.

Es ist bemerkenswert, dass in den Kontrolllarven (Serie *a*) meistens nur der jüngere Parasitenkeim eingekapselt ist. Bei Serie *b*, wo der jüngere Parasit dem Stamme E zugehört, ist das noch spärlich gebildete Pigment fast immer an diesen Embryo angelagert, auch sind die wenigen Kapseln alle unvollständig ausgebildet. Br-Wespen unterdrücken also die Entstehung von genügend Kapselmaterial, aber nicht die Anlagerung des vorhandenen Materials um stammfremde Parasitenlarven.

Bei Serie *c* sind die Br-Embryonen die jüngeren. Das meist zu spärliche Kapselmaterial sollte also an diese angelagert werden. Dies ist aber nur selten der Fall, normalerweise entstehen lose Pigmentschollen, wie es für stark reagierende Wirtslarven typisch ist, wenn Kapselbildung durch irgend welche Umstände verhindert wird (Vergl. S. 575 und S. 595). Br-Wespen hemmen daher nicht nur die Bildung von Kapselmaterial, sondern auch die Anlagerung des vorhandenen Materials um stammeigene Embryonen. Diese Pigment- abstossende Wirkung dürfte vom Br-Embryo selbst ausgehen, da sie ja, beim Vorhandensein von Embryonen beider Wespenstämme in derselben Wirtslarve, nur diesen allein beschützt (Vergl. Serie *b*).

Zwischen Serie *b* und Serie *c* besteht ein gut gesicherter Reaktionsunterschied (X^2-Methode, $P < 0{,}01$). Wird zuerst von Br infiziert, so fällt die Reaktion der Wirtslarven wesentlich schwächer aus, als wenn E-Wespen die erst infizierenden sind. Je länger also Br-Embryonen das Feld allein beherrschen, desto weniger kann von der Wirtslarve reagiert werden. Diese Zeitabhängigkeit deutet darauf hin, dass die hemmende Wirkung kontinuierlich vom Parasitenembryo selbst ausgeht und kaum auf einer einmaligen Einwirkung der eierlegenden Wespe beruht. Es wäre immerhin denkbar, dass die stärkere Reaktion von Serie *c* gegenüber Serie *b* nicht einer schwächeren Reaktionshemmung entspricht, sondern dadurch zustande kommt, dass auf die primäre E-Infektion hin schon etwas Pigment gebildet worden ist, das durch die nach-

trägliche Br-Infektion nicht mehr zum Verschwinden gebracht werden kann. Serie *d* jedoch, die gegenüber Serie *c* keinen statistisch gesicherten Reaktionsunterschied aufweist (X^2 Methode, P = 0,5), zeigt, dass eine schwächere Reaktionshemmung vorliegt, denn das hier gegenüber Serie *b* überschüssige Pigment kann bei Simultanparasitierung nicht vor der Einwirkung der Br-Embryonen entstanden sein.

Die Bildung von Kapselmaterial wird bei den Doppelinfektionsversuchen nicht so stark unterdrückt, wie wenn von Br-Wespen allein infiziert wird. Löst allein der Anstich beim Parasitieren die Reaktion des Wirtes aus, so wäre denkbar, dass die mehrmalige Verwundung bei Überinfektion die Reaktion der Wirtslarve dermassen verstärkt, dass der Einfluss von Br-Embryonen nicht ausreicht, um diese Reaktion so weitgehend zu unterdrücken. Falls eine Korrelation von Reizintensität und Reaktionsstärke vorliegt, muss erwartet werden, dass bei Überinfektion durch E-Wespen die Reaktionsraten höher sind, als bei Belegung der Wirtslarven mit nur einem Parasitenei. Bei Überinfektion mit Br-Wespen kann eine verstärkte Reaktion nicht auftreten, weil von jedem einzelnen Embryo die Reaktionshemmung ausgeht.

Anschliessend an diese Doppelinfektionen versuchte ich nun, einen von Br- Embryonen ausgeschiedenen Hemmstoff nachzuweisen. Hindelbanklarven (Hi), denen zuvor Lymphe anderer, von Br- Wespen infizierten Hi- Larven injiziert wurde, wurden durch E- Wespen parasitiert. Scheiden Br- Embryonen einen Hemmstoff aus, müssen die injizierten Wirtslarven einen Teil davon enthalten. Es wurde nun erwartet, dass die Reaktion gegen die E- Embryonen wegen der Anwesenheit des Hemmstoffes schwächer wäre als bei den Kontroll-Larven; diesen wurde vor der Infektion mit E- Wespen Lymphe unparasitierter Hi- Larven injiziert. Bei den Versuchslarven traten aber mehr Kapseln auf als bei den Kontrollen, von denen nur 30% überhaupt Kapseln bildeten, während bei einer normalen E- Infektion mit 70—90% Kapseln gerechnet werden muss. Die der Parasitierung vorangegangene stärkere Verletzung verhindert offenbar den normalen Aufbau einer Kapsel, nicht aber die Entstehung von Pigment, denn in allen Versuchs- und Kontrollarven war solches reichlich vorhanden.

Diese Resultate beweisen keineswegs, dass die Br-Embryonen keinen Hemmstoff ausscheiden; denn erstens dürfte dieser in den injizierten Wirtslarven nur stark verdünnt vorkommen, und zweitens wird durch die starke Verwundung durch Injektion und Parasitierung so intensive Pigmentbildung ausgelöst, dass wahrscheinlich auch eine normale Dosis Br- Hemmstoff wenig dagegen vermöchte.

3. Diskussion

Beim Prüfen der Reaktion einiger Wirtsstämme gegenüber verschiedenen Parasitenstämmen stellte sich eine eindeutige Abhängigkeit der Wirtsreaktion vom infizierenden Parasiten heraus. Die Einwirkung des Parasiten auf die Wirtsreaktion ist für *Pseudeucoila* stammspezifisch: Labor- und Erlenbachwespen bewirken starke Abwehrreaktion, Brissagowespen hingegen nur eine schwache.

Kreuzungsversuche zwischen den beiden Wespenstämmen Erlenbach (E) und Brissago (Br) weisen auf die genetische Grundlage dieser Sammspezifität hin. Gegen die F_1 der beiden reziproken Kreuzungen wird im wesentlichen so reagiert wie gegen den mütterlichen Stamm. Das Geschlecht der F_1-Embryonen hat auf die Wirtsreaktion keinen Einfluss. Anschliessende Anstich- und Doppelinfektionsversuche zeigten, dass die Wirtsreaktion durch unspezifische Stichverletzung ausgelöst wird; die spezifische Wirkung des Parasiten beruht dagegen auf der Fähigkeit, die Wirtsreaktion mehr oder weniger zu unterdrücken. Bei dieser Reaktionsunterdrückung werden zwei Vorgänge betroffen: die Bildung von Kapselmaterial wird gehemmt, und die Anlagerung des vorhandenen Materials um den Parasitenkeim wird verhindert.

Die Resultate der Anstich- und Doppelinfektionsexperimente ergeben neue Gesichtspunkte für die Deutung der Kreuzungsversuche zwischen den beiden Wespenstämmen: vererbt wird die Fähigkeit, Kapselbildung zu unterdrücken; die F_1 hemmt die Wirtsreaktion nur dann, wenn der mütterliche Elter dem Unterdrückerstamm, d. h. Br angehört. Gegen die parthenogenetische F_2 der beiden reziproken Kreuzungen manifestiert sich die Reaktionshemmung noch ausgesprochen stark, jedoch nicht mehr in dem Masse wie gegen homozygote Br-Embryonen oder wie gegen die F_1 der Keuzung Br $\times$ E.

Diese Tatsachen führten zu folgenden Hypothesen: Angenommen wird ein einziger, autosomaler Faktor *(I = Inhibitor)*, mit starkem Dominanzeffekt, der sowohl die Bildung von Pigment als auch dessen Anlagerung an den Parasiten verhindert. Diese Reaktionsverhinderung soll vom Parasitenembryo selbst ausgehen, z. B. durch Absonderung eines Hemmstoffes. Dabei müsste der

Tabelle 11.

Vererbung der Fähigkeit, die Wirtsreaktion zu unterdrücken, durch den hypothetischen Faktor I, bzw. i (Inhibitor).

Generation	Genotypen	Hypothese	Effektive Reaktionsraten	Genotypen	Hypothese	Effektive Reaktionsraten
P	I/I × i/	Reaktion gegen homozygoten, mütterlichen Stamm (I/I = Br) minimal.	Cm: K 2,5 %, P 10,0, KR 87,5 Hi: K 5,2, P 34,4, KR 60,4	i/i × I/	Reaktion gegen homozygoten, mütterlichen stamm (i/i = E) maximal.	Cm: K 75,2 %, P 17,3, KR 7,5 Hi: K 62,2, P 34,5, KR 3,3
Gameten von P	J × i Ei × Sp	Übertragung des Plasmafaktors durch alle Eier.		ii × I Ei × Sp	Keine Übertragung des Plasmafaktors durch die Eier.	
Genotyp der F_1	I/i ♀ I/ ♂	Plasmafaktor vorhanden, durch i-Spermien abgeschwächt. Reaktion etwas stärker als gegen I/I.	Cm: K 0,5 %, P 38,9, KR 60,6 Hi: K 1,4, P 25,7, KR 72,9	I/i ♀ i/ ♂	Plasmafaktor minimal vorhanden durch I-Spermien. Fast so starke Reaktion wie gegen i/i.	Cm: K 62,4 %, P 31,4, KR 6,2 Hi: K 49,3, P 49,3, KR 1,4
Gameten der F_1 — ♀	I i	Übertragung des Plasmafaktors durch alle Eier. Durch mütterl. Heterozygotie abgeschwächt.		I i	Übertragung des Plasmafaktors durch alle Eier. Durch mütterl. Heterozygotie abgeschwächt.	
Parthenog. F_2	I/ ♂ i/ ♂	Plasmafaktor vorhanden, vor allem in I- Eiern. Reaktion stärker als gegen F_1; gleich wie gegen F_2 der reziproken Kreuzung.	Cm: K 4,8 %, P 40,0, KR 55,2 Hi: K 27,6, P 38,9, KR 33,4	I/ ♂ i/ ♂	Plasmafaktor vorhanden, vor allem in I- Eiern. Reaktion schwächer als gegen F_1; gleich wie gegen F_2 der reziproken Kreuzung.	Cm: K 9,3 %, P 38,3, KR 52,4 Hi: K 29,2, P 45,8, KR 25,0

*Pseudeucoila*stämme: Brissago (Br) I/I. Erlenbach (E) i/i. *Drosophila*stämme: Camargue (Cm), Hindelbank (Hi). K: Kapseln. P: Pigment. KR: Keine Reaktion. Die Anzahl der Unterstreichungen gibt die hypothetische Dichte des Plasmafaktors an.

Faktor I während der Oogenese und noch in der Zygote, wie auch während den ersten Kernteilungen die Produktion eines Plasmafaktors bewirken. Befruchtung von Eiern des Genotypus I mit Spermien, die den I-Faktor nicht enthalten (i), vermöge die Aktivität des I-Genes etwas zu hemmen, während I-Spermien die Pigment- hemmende Wirkung noch unterstützen. Das Kreuzungsschema mit den auf Grund dieser Hypothesen erwarteten Reaktionen und den effektiv ermittelten Reaktionsraten ist in Tabelle 11 dargestellt.

Aus den Doppelinfektionsversuchen ging ferner hervor, dass bei zeitlich auseinanderliegenden Infektionen von der Wirtslarve meist der jüngere Parasitenkeim eingekapselt wird. Bei der zweimal von E-wespen infizierten Kontrollserie *a* (S. 596) enthielten 71 kapselbildende Wirtslarven 2 Parasitenembryonen, 44 von diesen Wirten kapselten nur den jüngeren Parasiten ein, die restlichen 27 bildeten um beide Embryonen Kapseln. Mit zunehmendem Alter des Parasitenembryos scheint sich die Anlagerung des Kapselmaterials an ihn zu erschweren. Das häufige Unterbleiben der Kapselbildung um den älteren Parasiten kann nicht dadurch erklärt werden, dass dieser zur Zeit des Reaktionstermins zu gross und zu beweglich wäre, um noch wirksam abgekapselt zu werden (S. 575); die Parasiten beider Infektionen sind in diesem Zeitpunkt meist noch in den Eihüllen oder haben diese eben erst verlassen. Einkapselung in diesem Parasitenstadium ist noch leicht möglich, dies zeigen die 34 einfach infizierten Wirtslarven derselben Kontrollserie (S. 596): 30 Wirte hatten ihren Wespenkeim eingekapselt. Für das Zustandekommen einer Kapsel scheinen Affinitäten wirksam zwischen den einzelnen Einkapselungselementen einerseits (I) und zwischen Kapselmaterial und Parasitenembryo anderseits II). Ist die erste Affinität (I) gering, entsteht diffus verteiltes, körniges Pigment, wie wir es bei schwach reaktionsfähigen Wirtslarven (Luxor) kennen. Ist dagegen nur die zweite Affinität (II) vermindert, fügt sich das Kapselmaterial wohl zusammen, kann aber nicht an den Parasitenembryo angelagert werden; es bleibt daher in grossen Klumpen im abdominalen Lymphraum des Wirtes liegen, wie dies für stark reaktionsfähige Wirtsstämme typisch ist (Camargue, Hindelbank). Der Parasitenstamm Brissago scheint, nebst der weitgehenden Verhinderung von Pigmentbildung überhaupt, beide Affinitäten

herabzusetzen. Stark reaktionsfähige Wirtslarven bilden auf einfache Brissago-Infektion hin sehr feinkörniges Pigment, und die Doppelinfektionsversuche zeigen deutlich die pigmentabstossende Wirkung der Brissago-Embryonen.

IV. REAKTION DER WIRTSLYMPHOCYTEN AUF PARASITIERUNG

1. Einleitung zum Problem

Die Untersuchungen von Schneider (1950) über die Abwehrreaktion einiger Syrphiden gegen Schlupfwespen einerseits, und Ähnlichkeiten der Abwehrreaktion gegen *Pseudeucoila* mit der Bildung von Pseudotumoren (Barigozzi, 1954) bei *Drosophila* anderseits legte die Vermutung nahe, dass auch bei der Reaktion von *Drosophila* gegen *Pseudeucoila* die Lymphocyten beteiligt seien.

Die Kapselbildung bei den von Schneider untersuchten Schlupfwespen fällt ins III. Larvenstadium. Bei *Epistrophe balteata* ist das Kapselmaterial pigmentiert, Kerne und Zellgrenzen der Lymphocyten sind nicht mehr erkennbar, währenddem *Epistrophe bifasciata* und *Syrphus ribesii* unpigmentierte, z. T. gallertige Kapseln aufweisen.

Die Bildung von Melanintumoren bei *Drosophila* ist durch zahlreiche Untersuchungen bekannt. Oftedal (1953) beschrieb im einzelnen die Histogenese solcher Tumoren. Beim Stamm tu (2) 49 k entstehen die Tumoren im III. Larvenstadium durch Zusammenlagerung von Lymphocyten. Dabei werden zwei Lymphocytenarten unterschieden: 1. grosse, schwach basophile Blutzellen; diese verfallen bei Tumorbildung der Melanisation und sterben ab; 2. kleine, stark basophile Blutzellen, welche im Verlauf der Tumorbildung Spindelform annehmen und sich um verklumpte, grosse Lymphocyten anlagern. Diese spindelförmigen, abnormen, kleinen Lymphocyten zeigen eine ausgesprochene Tendenz, Gewebe des Fettkörpers, des Enddarmes oder des Pericardes abzukapseln. Bei tu (2) 49 k ist der Tumorbefall am stärksten bei Temperaturen von 18°—20°. Scharrer und Lochhead (1950) veröffentlichten

eine Arbeit über die Histogenese von Drosophilatumoren, deren erblich bedingte Entstehung von STARK (1919) und WILSON (1924) erwiesen worden war. Auch hier sind spindelförmige Lymphocyten an der Tumorbildung beteiligt, indem sie Gewebestücke oder eventuelle Fremdkörper einkapseln. BARIGOZZI (1954) erwähnt, dass die für Tumorbildung des Stammes tu-Oerlikon günstigste Temperatur 21° beträgt und betont die grossen Schwankungen der Tumorraten (% tumorbildende Larven) innerhalb desselben Stammes. In späteren Untersuchungen lokalisierte er, zusammen mit seiner Mitarbeiterin PASQUALE (1955, 1956, 1957) die Faktoren verschiedener Tumorstämme und stellte eine Beteiligung des Eiplasmas an der Entstehung der Tumoren fest. Schon SCHLEGEL-OPRECHT (1954) wurde durch die Ähnlichkeiten der Tumorbildung mit der von ihr gefundenen Abwehrreaktion dazu bewogen, die Lymphe von parasitierten, reaktionsfähigen Wirtslarven zu untersuchen. Sie „findet häufig durch Hämalaun gut färbbare, isolierte Zellen mit deutlich sichtbaren Kernen. Dazwischen liegen zahlreiche spindelförmige Pigmentschollen von brauner Farbe". Nach ihrer Beobachtung entstehen die Kapseln durch Anlagerung von Pigmentkörnern an den Parasitenembryo.

Aus den bisher zitierten Arbeiten weisen folgende Befunde auf eine eventuelle Beteiligung der Lymphocyten an der Abwehrreaktion gegen Pseudeucoila hin: 1. Verschiedene Syrphidenarten entledigen sich, ähnlich wie unsere *Drosophila*stämme, ihrer Parasiten, indem sie diese durch Anlagerung von Lymphocyten einkapseln (SCHNEIDER, 1950). 2. Die Bildung von *Drosophila*-tumoren manifestiert sich im III. Larvenstadium, d. h. in der gleichen Phase, da auch bei parasitierten Drosophilalarven Kapseln und Pigment auftreten. 3. Die für Tumorbildung günstigste Temperatur liegt bei 20° ± 2°, Kapsel- und Pigmentbildung sind ebenfalls am intensivsten in diesem Temperaturbereich. 4. Eine genaue, genetische Analyse verschiedener Tumorstämme ergab die Beteiligung des Eiplasmas an der Entstehung von Tumoren (BARIGOZZI und PASQUALE, 1955, 1956, 1957); unsere Kreuzungsversuche zwischen verschieden reaktionsfähigen Wirtsstämmen lassen evenfalls einen Plasmafaktor vermuten. 5. Bei der Bildung der verschiedensten Tumoren wurden abnorme, spindelförmige Lymphocyten beobachtet, die eine starke Tendenz aufweisen, Gewebeteile oder Fremdkörper einzukapseln; SCHLEGEL-OPRECHT

(1954) erwähnt das Vorkommen mikroskopisch kleiner, „spindelförmiger Pigmentschollen".

Eine Untersuchung der Lymphocyten von parasitierten Larven verschieden reagierender Wirtsstämme schien daher erforderlich. Ich untersuchte nun vorerst die Lymphocyten unparasitierter, reaktionsfähiger *Drosophila*larven zu klassifizieren. Die Beurteilung und Benennung der verschiedenen Lymphocytentypen geschah in Anlehnung an die Arbeiten von Castiglioni (1956) und Rizki (1957). Vergleiche zwischen den Lymphbildern von parasitierten Larven verschieden reaktionsfähiger Stämme einerseits und von parasitierten und unparasitierten Larven desselben Stammes anderseits zeigen die tiefgreifenden Veränderungen, denen die Lymphocyten von *Drosophila* bei Parasitierung durch *Pseudeucoila* unterworfen sind und geben teilweisen Aufschluss über die Entstehung von Kapseln und Pigment.

2. Material und Technik

Untersucht wurden Larven verschiedener Wirtsstämme, die je nach Problemstellung parasitiert, experimentell angestochen oder als Kontrollen verwendet wurden. Die Lymphentnahme erfolgte in gewünschten Zeitabständen nach Infektion oder Anstich. Zur Untersuchung benützte ich Lymphausstrich-Präparate (Methode nach May-Grünwald-Giemsa). In einer ersten Versuchsserie strich ich jeweils dasjenige Quantum Lymphe aus, welches nach feiner, abdominaler Stichverletzung einer Larve spontan austritt. Für die späteren, quantitativen Bestimmungen war es notwendig, konstante Volumina von Lymphe auszustreichen. Zur Herstellung eines Präparates wurden 4—6 in Holtfreterlösung gewaschene Versuchslarven mit Insektennadeln angestochen, und ein Teil der austretenden Lymphe mit einer geeichten Mikropipette aufgesogen ($0{,}5 \pm 0{,}05$ mm^3). Dieses Lymphquantum wurde auf einen Objektträger übertragen und mit einem Deckglas ausgestrichen. Zur Herabsetzung individueller Schwankungen stammt somit die Lymphe eines einzigen Ausstriches immer von mehreren Larven zugleich.

Es stellte sich bald heraus, dass die kleinen, kugeligen Plasmatocyten (S. 606) gleich zu Beginn des Ausstriches auf dem Objektträger liegen bleiben, währenddem die grösseren, z. T. mit Fort-

sätzen versehenen Podocyten (S. 606) an der Kante des Ausstrichglases hängen bleiben und sich erst ablösen, wenn der Lymphtropfen fast bis zum Vertrocknen ausgezogen ist. Um möglichst alle Podocyten auf den Objektträger zu bringen, zog ich die Lymphe immer bis zum völligen Vertrocknen aus. Die Kante des Ausstrichdeckglases schmolz ich über der Flamme etwas an, so dass sie völlig glatt war. Vor dem Ausstrich wurde sowohl Deckglas als auch die Mikropipette in einer Silicon-Aether-Lösung gespült, um

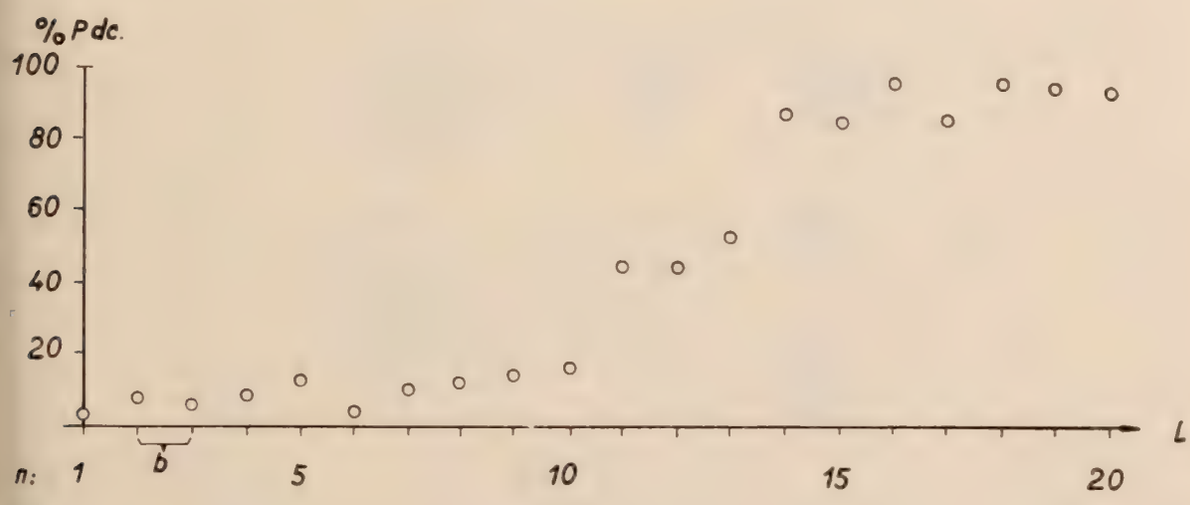

Abb. 9.
Verteilung der Podocyten (Pdc) in % aller Lymphocyten eines bis zum Vertrocknen ausgezogenen Lymphausstriches der Länge L. b: Breite einer einzeln ausgezählten Querbahn; n: Anzahl Querbahnen.

die Adhäsion zwischen Glas und Lymphe möglichst herabzusetzen. In Abbildung 9 ist die Verteilung der Podocyten über die Länge eines Ausstriches dargestellt. Jeder Punkt gibt den prozentualen Anteil an Podocyten einer mit Hilfe des Kreuztisches ausgezählten Querbahn an.

Aus der Abbildung ist ersichtlich, dass der Anteil Podocyten pro Präparat in hohem Masse davon abhängig ist, ob der Lymphtropfen bis zum völligen Vertrocknen ausgezogen wird oder nicht.

3. Ergebnisse

a) *Klassifikation der Lymphocyten.*

In den Lymphpräparaten reaktionsfähiger, unparasitierter *Drosophila*larven des mittleren III. Stadiums sind folgende Lymphocytentypen nachweisbar: 1. Kleine, runde, stark basophile

Zellen mit deutlicher, undurchbrochener Zellwand und einem relativ grossen, zentral bis marginal gelegenen rot-violett gefärbten Kern. Die grösseren dieser Zellen enthalten z. T. Vakuolen oder einen bis mehrere, längliche Kristalle. Dieser Zelltyp entspricht Rizkis Plasmatocyten. Die Zellen mit kristallinen Einschlüssen stellt er in eine eigene Gruppe der sogenannten Kristallocyten. Der Einteilung Castiglionis (1956) gemäss handelt es sich um die Zellgruppen 1, 2, 3, 5 (Abb. 10, *a*, *b*, *c*).

Abb. 10.

Lymphocyten von Hindelbanklarven des mittleren III. Stadiums. a: junge Plasmatocyte. b: Plasmatocyte mit Vacuolen. c: Kristallocyte. d: Übergangsform zwischen Plasmatocyten und Podocyten. e: Podocyte. f: junge Lamellocyte mit Vacuolen. g: Lamellocyte. Vergr. (600 ×).

2. Grosse, schwach basophile Zellen von unbestimmter Form, z. T. mit Plasmafortsätzen. Die Zellwand scheint an vielen Stellen durchbrochen oder ist überhaupt nicht erkennbar. Sie enthalten einen relativ kleinen, zentralen, rot-violett gefärbten Kern. Dieser Zelltyp dürfte mit Rizkis (1957) Podocyten und mit Castiglionis (1956) Gruppe 4 identisch sein (Abb. 10 *e*).

3. Sehr grosse, runde bis ovale, diskoidale Zellen mit zentralem Kern und ausgeprägter, basophiler, perinuclearer Körnung, welche sich im anschliessenden marginalen Plasmahof verliert. Unzweifelhaft handelt es sich um Rizkis (1957) Lamellocyten. Castiglioni (1956) erwähnt ihr Vorkommen nur bei tumorbildenden Larven (Abb. 10, *f*, *g*).

Im weiteren verwende ich die von Rizki (1953, 1957) eingeführten Namen. Da die Kristallocyten an der Kapsel- und Pigmentbildung nicht wesentlich beteiligt zu sein scheinen, werden sie bei den quantitativen Untersuchungen nicht speziell berücksichtigt

und jeweils zu den Plasmatocyten gezählt. Zwischen Plasmatocyten und Podocyten sind Übergansformen aller Grade vertreten (Abb. 10 *d*). Es ist höchst wahrscheinlich, dass die Podocyten aus den Plasmatocyten entstehen; Mitosen wurden bisher nur bei diesen beobachtet. Ich zählte alle Lymphocyten mit unscharfen Zellkonturen und schwach basophilem Plasma zu den Podocyten, auch wenn sie noch die für Podocyten atypische, runde Form zeigten.

b) *Kapsel- und Pigmentbildung durch Lymphocyten.*

Bei der Prüfung von Lymphpräparaten infizierter, reaktionsfähiger Wirtslarven des mittleren III. Stadiums (43 Std. nach Infektion) fiel auf, dass die Lamellocyten, die bei nicht infizierten Larven gleichen Alters nur vereinzelt auftreten, in relativ grosser Zahl vorhanden sind. Oft sind sie zu gewebeartigen Gruppen vereint (Abb. 11 *a*); z. T. bilden sie eingentliche Häute, und es fanden sich auch Parasiteneier, die von einer solchen Haut ganz oder teilweise umbegen waren (Abb. 11 *c*). Pigmentierung ist in diesem Zeitpunkt noch kaum im Gange, jedenfalls sind Zellkerne und Zellgrenzen noch gut erkennbar, es handelt sich ohne Zweifel um Lamellocyten. In Präparaten etwas späterer Larvenstadien (64 Std. nach Infektion) erscheinen diese Lamellocytengewebe dunkler; die Zellstrukturen verwischen sich, und in einem noch späteren Zeitpunkt (ca. 70 Std. nach Infektion) sind nur noch undurchsichtige, homogene Fetzen erkennbar. Bei einzelnen, freien Lamellocyten konnte ich nie vollständige Pigmentierung feststellen. Nach diesen Befunden scheinen die Kapseln durch Zusammenlagerung von Lamellocyten zu entstehen, die anschliessend pigmentiert werden und der Nekrose verfallen.

Präparate von parasitierten Wirtslarven des Stammes Zürich, der sich durch hohe Pigmentrate und niedrige Kapselrate auszeichnet (S. 583), zeigen, dass auch die feineren Pigmentschollen hauptsächlich von Lamellocyten gebildet werden. Diese fügen sich aber weniger zu grösseren Geweben, sondern eher zu kleineren Gruppen zusammen. An der Pigmentbildung scheinen auch die Podocyten beteiligt zu sein, oft findet man Lamellocyten und Podocyten zu Klumpen verklebt (Abb. 11 *b*).

Sind tatsächlich die Lamellocyten die aktiven Elemente bei der Kapselbildung, so ist zu erwarten, dass sie bei reaktionsfähigen, parasitierten Wirtsstämmen wie Camargue (Cm) und Hindelbank

(Hi) häufiger auftreten als bei schwach reagierenden Wirtsstämmen wie Cairo (Cr) und Luxor (Lx). Es wurde bereits gesagt, dass Lamellocyten bei unparasitierten Wirtslarven nur sporadisch auftreten

Abb. 11.

a) Zu einem „Gewebe" gefügte Lamellocyten. *b)* Verklebte Lamellocyten (Lmc) und Podocyten (Pdc) aus Wirtslarven des späten III. Stadiums (Vergr. 600 ×). c: Kapselbildung (K) durch Lamellocyten um einen Pseudeucoilaembryo (Em). Einzelne Zellkerne (Zk) noch gut erkennbar. Pg: Pigment. Vergr. (280 ×).

(S. 607). Man muss daher wohl annehmen, dass ihre Produktion durch die Parasitierung gesteigert wird.

Um diese Fragen abzuklären, wurden Lymphpräparate verschiedener Parasiten-Wirts-Kombinationen genau untersucht und die Lymphocyten nach den drei angegebenen Typen (S. 606, Abb. 10) ausgezählt.

c) *Quantitative Lymphocytenbestimmungen.*

Zunächst untersuchte ich bei den verschieden reaktionsfähigen Stämmen Camargue (Cm) und Cairo (Cr) die prozentuale Zusammensetzung der drei Lymphocytentypen parasitierter und nicht parasitierter Wirtslarven während der für Kapselbildung in Frage kommenden Phase, also zwischen dem mittleren II. und späten III. Stadium. Ich benützte pro Ausstrich jeweils das bei Anstich einer Larve spontan ausgetretene Quantum. Zur Auszählung gelangten je 6—12 Ausstriche von Wirtslarven gleichen Alters und Stammes. Parasitiert wurden die Larven von Laborwespen (L).

Tabelle 12. — Durchschnittlicher Anteil Plasmatocyten (Plc) in Prozent aller Lymphocyten (Total) von Wirtslarven der Stämme Camargue und Cairo zu verschiedenen Zeitpunkten (Std.) nach der Infektion (Inf).

Infizierender Parasit: Labor.

Std. nach Infektion. Stadium	Camargue				Cairo			
	Kontrolle		Infiziert		Kontrolle		Infiziert	
	% Plc	Total	% Plc	Total	% Plc	Total	% Plc	Total
Inf. zeit II.	51,0	110			79,0	61		
12 Std. II.	67,3	185	65,0	473	85,4	75	84,4	365
34 Std. III.	65,5	171	60,8	455	73,0	115	65,8	691
43 Std. III.	47,3	1072	42,1	1023	34,3	230	52,9	1071
69 Std. III.	43,0	621	37,1	1349	49,8	525	51,6	1780

In Abbildung 12 sind die prozentualen Anteile von Lamellocyten parasitierter und nicht parasitierter Wirtslarven beider Wirtsstämme zu verschiedenen Zeiten nach der Infektion dargestellt. Tabelle 12 gibt Auskunft über Anzahl und Prozent Plasmatocyten derselben Wirtslarven, die auch für die Bestimmung der Lamello-

cytenanteile untersucht wurden. In Tabelle und Abbildung wurden die Resultate reduziert auf die durchschnittlichen Zahlenwerte eines einzigen Ausstriches.

Ein Teil der Erwartungen (S. 607, 608) scheint sich zu bestätigen. Stark reaktionsfähige Camargue-Larven (Cm) weisen in infiziertem Zustande ein mehrfaches an Lamellocyten auf wie infizierte Cairolarven (Cr) desselben Alters. Die Bildung von Lamellocyten wird offenbar durch Infektion verursacht; unparasitierte Kontrolllarven

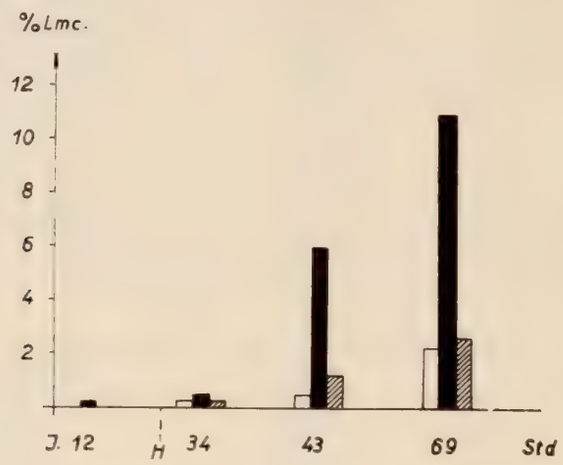

Abb. 12.

Anteil Lamellocyten in % aller Lymphocyten (% Lmc) eines Ausstriches von Labor-infizierten Wirtslarven zu verschiedenen Zeiten (Std) nach der Infektion (I). Camargue, Kontrolle: leer. Camargue, infiziert: ausgefüllt. Cairo, Kontrolle: bildet keine Lmc. Cairo, infiziert: schraffiert. H: Häutung vom II. zum III. Stadium.

enthalten entweder wenig Lamellocyten (Cm) oder keine wie diejenigen des reaktionsschwachen Stammes Cairo (Cr). Die Lamellocyten werden im III. Larvenstadium gebildet, d. h. also kurz vor der Entstehung von Kapseln und Pigment.

Der prozentuale Anteil Plasmatocyten wird durch Infektion nicht wesentlich verändert (Tab. 12), d. h. das Verhältnis Plasmatocyten zu Podocyten bleibt in parasitierten und unparasitierten Wirtslarven gleich. Auffällig ist, dass der Podocytenanteil stark reaktionsfähiger Wirtslarven (Cm) grösser ist als bei schwach reaktionsfähigen (Cr). Der starke Rückgang der Plasmatocyten, bzw. die Zunahme der Podocyten im Zeitpunkt der Häutung (II.-III.) lässt vermuten, dass die Lymphocyten am Häutungsprozess beteiligt sind (Vergl. Wigglesworth, 1955, 1956).

Bemerkenswert ist die grosse Differenz zwischen den totalen Anzahlen der Lymphocyten infizierter und nicht infizierter Larven.

Um genaue Angaben über die Anzahl Lymphocyten pro Lymphvolumen (= Lymphocytendichte) zu erhalten, stellte ich eine zweite Präparatenserie her; ausgestrichen wurden je 0,5 ± 0,05 mm³ Lymphe. Zusätzlich wurde auch die Lymphe von Wirtslarven untersucht, welche von Brissagowespen (Br), die bekanntlich die Reaktion unterdrücken (S. 595-597) infiziert wurden. Desgleichen prüfte ich die Lymphe von nur experimentell verwundeten *Drosophila*larven, die je nach Reaktionsfähigkeit schon auf unspezifischen Anstich hin Pigment produzieren (S. 594). Es sollte sich nun herausstellen, ob Verwundung allein die Entstehung von Lamellocyten bewirkt, und ob Parasitierung durch Br-Wespen die Bildung dieser Zellen unterdrücken kann.

Tabelle 13. — Dichte und prozentuale Anteile von Lamellocyten (Lmc) von Wirtslarven der Stämme Camargue und Cairo zu verschiedenen Zeiten (Std.) nach der Infektion (Inf.).

Infizierender Parasit: Labor.

Std. nach Infektion Stadium	Camargue						Cairo					
	Kontrolle			Infiziert			Kontrolle			Infiziert		
	Lmc	%	Total	Lmc	%	Total	Lmc	%	Total	Lmc	%	Tota
Inf. zeit II.	—		2496	—		2496	—		1825	—		1825
35 Std. III.	—		1426	36	0,6	5729	1	0,2	494	69	0,8	8168
43 Std. III.	—		1951	228	2,9	7844	—		1893	261	3,7	7044
62 Std. III.	13	0,6	1920	67	1,5	4323	—		1669	22	0,5	4541
43 Std. III.	Mit Brissago infiziert.			16	0,3	5441	Mit Brissago infiziert.			1	0,04	2206
43 Std. III.	Experimentell angestochen.			185	6,6	2697	Experimentell angestochen.			6	0,9	609

Abb. 13 zeigt die Änderung der Lymphocytendichte (Anzahl Lymphocyten/1 mm³ Lymphe) infizierter und nicht infizierter Wirtslarven vom Zeitpunkt der Infektion an bis gegen Ende des III. Stadiums. In Abb. 14 ist die Änderung des prozentualen Anteils an Plasmatocyten im Laufe derselben Zeit dargestellt; Tabelle 13 gibt sodann Auskunft über Anzahl und Prozent der Lamellocyten

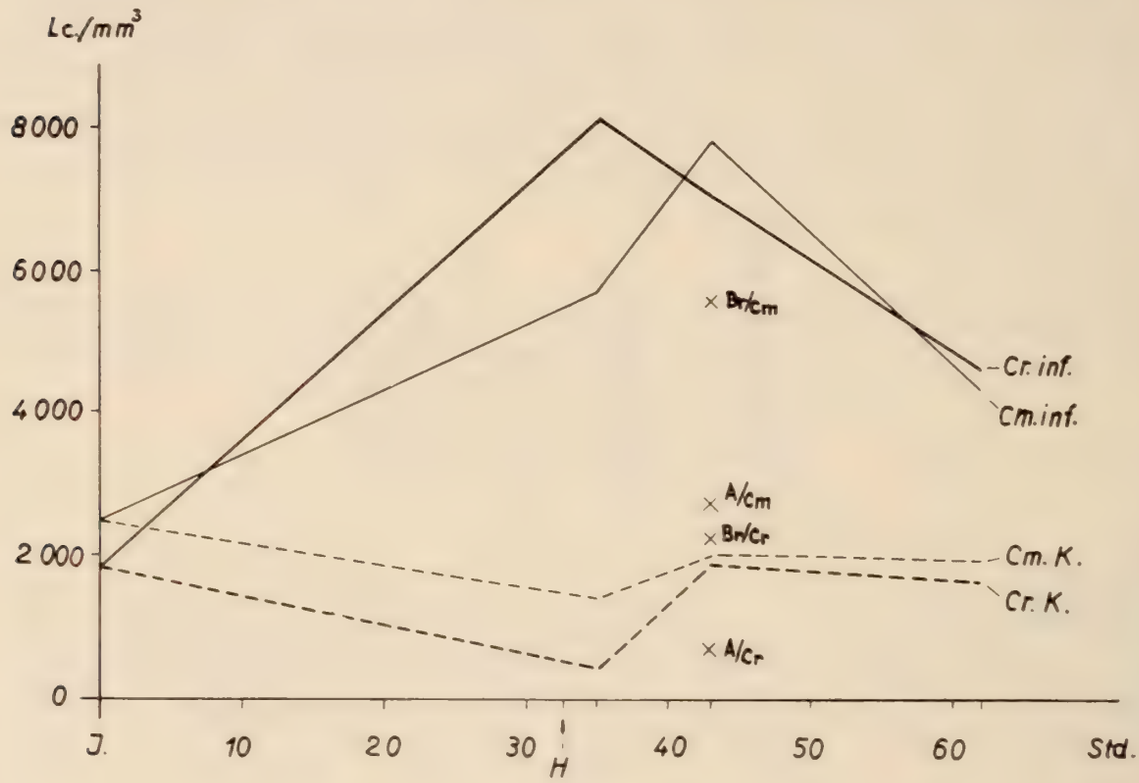

Abb. 13.

Lymphocytendichte (Lc/mm³) der Stämme Camargue (Cm) und Cairo (Cr) zu verschiedenen Zeiten (Std) nach der Infektion (I). inf: infizierte Larven. K: unparasitierte Kontrollarven. Infizierender Parasit: Labor. H: Häutung vom II. zum III. Stadium. Kreuz: Stichproben von experimentell angestochenen Wirtslarven (A/Cm, A/Cr) und von Brissago-infizierten Wirtslarven (Br/Cm, Br/Cr).

zu den betreffenden Zeiten. Alle diese Angaben gelten für je zwei Ausstriche, d. h. für die Anzahl Zellen eines mm³ Lymphe.

Unzweifelhaft wird die Lymphocytendichte durch Parasitierung vervielfacht, sowohl bei reaktionsschwachen (Cr) wie auch bei reaktionsstarken (Cm) Wirtsstämmen. Diese extreme Zunahme der Lymphocytenzahl ist nicht durch die Stichverwundung verursacht — die Anstichkontrollen erhöhen die Lymphocytendichte nicht — sondern sie beruht auf einer anscheinend spezifischen Einwirkung des Parasiten: die Dichtezunahme ist wesentlich geringer bei

Infektion durch Br-Wespen als bei Infektion durch Laborwespen (L). Gegen die Verpuppung hin fällt die Lymphocytendichte infizierter Larven ebenso rasch ab, wie sie bis zum mittleren III. Stadium zunimmt.

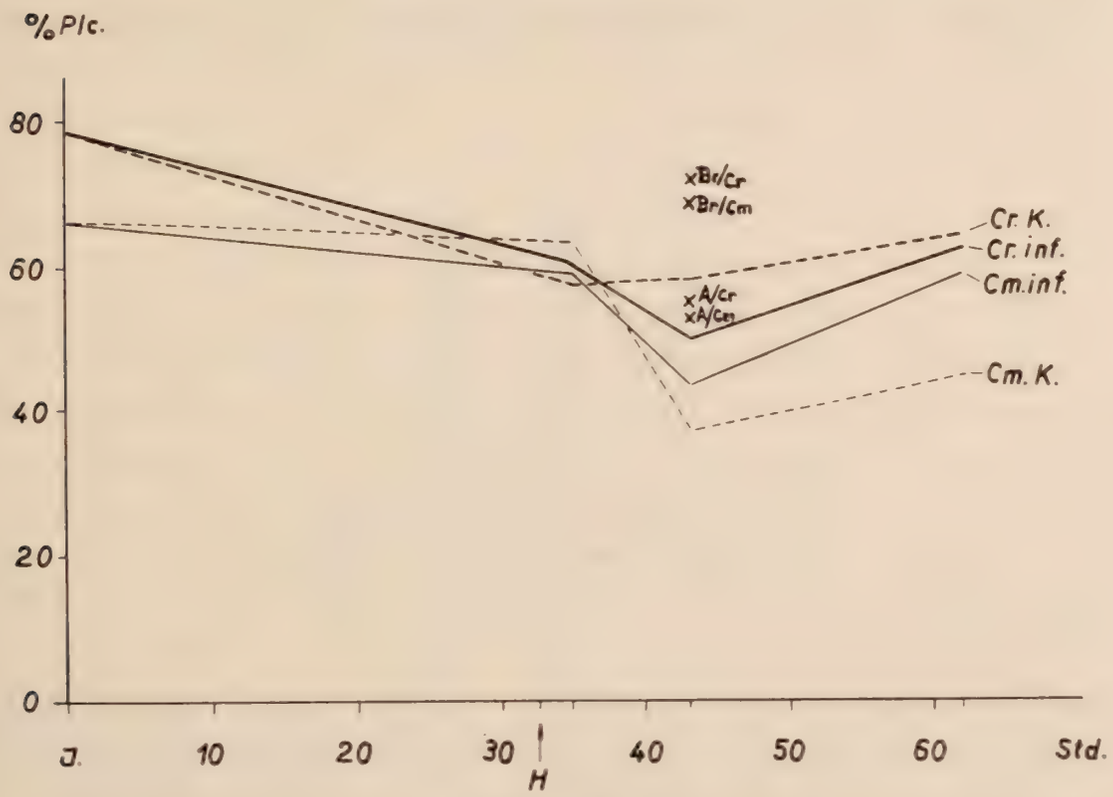

Abb. 14.
Prozentuale Anteile Plasmatocyten (% Plc) der Wirtsstämme Camargue und Cairo zu verschiedenen Zeiten nach der Infektion. Darstellung wie in Abb. 13.

Aus Abb. 14 ist ersichtlich, dass trotz der grossen Überproduktion von Lymphocyten durch Parasitierung mit L. Wespen das Verhältnis von Plasmatocyten zu Podocyten nicht verändert wird. Charakteristisch ist hier wiederum, wie in Tabelle 12 (S. 609), das sprunghafte Absinken der Plasmatocyten im Anschluss an die Häutung. Der Anstieg des Plasmatocytenanteils vor allem der parasitierten Larven gegen Ende des III. Stadiums weist darauf hin, dass der grosse Abbau von Lymphocyten vor der Verpuppung wohl hauptsächlich auf Kosten der Podocyten geht. Blosser Anstich ändert am Verhältnis der beiden Lymphocytenarten zueinander nichts. Bei Infektion mit Br ist der Prozentsatz Plasmatocyten wesenlich höher als bei allen übrigen geprüften Larven. Da sich die Podocyten aus den Plasmatocyten entwickeln (Rizki,

1957), muss man annehmen, dass Br-Wespen, bzw. ihre Embryonen, diese Entwicklung hemmen.

Die Dichten von Lamellocyten zwischen Laborinfizierten Cr- und Cm-Larven sind in dieser Untersuchung nicht wesentlich verschieden voneinander. Diese Präparatenserie wurde jedoch kurz vor den im März 1957 durchgeführten Vergleichsexperimenten (S. 581) hergestellt, in einem Zeitpunkt also, in welchem auch die Reaktionsraten der beiden Stämme kaum mehr unterschiedlich ausfielen. Immerhin geht aus den Resultaten hervor, dass die Anzahl Lamellocyten / mm^3 von Br- infizierten Wirtslarven genau der Anzahl entspricht, die nicht infizierte Kontrolllarven aufweisen, währenddem die bloss angestochenen Cm-Larven jedenfalls annähernd soviele Lamellocyten produzieren wie die von Laborwespen parasitierten Larven. Der Befund der Anstich- und Doppelinfektionsexperimente wird demnach bestätigt: Kapselmaterial, bzw. Lamellocyten entstehen auf blosse Verletzung hin, und Parasitierung durch Br verhindert die Bildung dieser Zellen. Die Resultate sind allerdings wegen der schwachen Reaktionsunterschiede zwischen den beiden Wirtsstämmen nicht genügend gesichert; es wurden deshalb neue Lymphpräparate hergestellt, diesmal mit den inzwischen eingeführten Wildstämmen Hindelbank (Hi) und Luxor (Lx) (S. 582). Die Infektion erfolgte durch Erlenbach- und Brissago-Wespen.

Da es bei Kapsel- und Pigmentbildung vor allem auf die Anzahl vorhandener Lamellocyten pro Larve ankommt, verglich ich jeweils die Dichte der Lamellocyten der verschiedenen Parasiten-Wirts-Kombinationen und nicht die prozentualen Anteile, die infolge der Vervielfachung der Lymphocytendichte durch Parasitierung starken Schwankungen unterworfen sind. Alle Präparate, mit Ausnahme der Kontrollausstriche zur Infektionszeit, wurden 65 $\pm$ 1 Stunde nach der Infektion hergestellt, also in der späten Mitte des III. Stadiums.

Abb. 15 zeigt die Anzahl Lamellocyten pro mm^3 Lymphe (Lamellocytendichte) der verschiedenen Parasiten- Wirts- Kombinationen. Zum Vergleich mit den Auszählungen der Cm- und Cr-Präparate sind in Tabelle 14 die verschiedenen Lymphocytendichten und prozentualen Anteile an Plasmatocyten aufgeführt. Diese Zahlen sind für jeden Ausstrich à 0,5 mm^3 Lymphe getrennt angegeben, um die Dichteschwankungen zwischen den einzelnen Präparaten derselben Klasse deutlich zu machen. Durch Addition der Resultate je zweier Ausstriche wurde die Anzahl Lymphocyten

pro 1 mm³ ermittelt. Die an zweiter stelle notierten Ausstriche wurden z. T. nicht mit derselben Genauigkeit ausgezählt wie dies für die ersten der Fall war. Bei den betreffenden, in Klammer gesetzten Resultaten muss mit einem Fehler von ± 150 gerechnet werden. Anzahl und Prozent Plasmatocyten wurden je für den ersten Ausstrich angegeben, beziehen sich also auf 0,5 mm³ Lymphe.

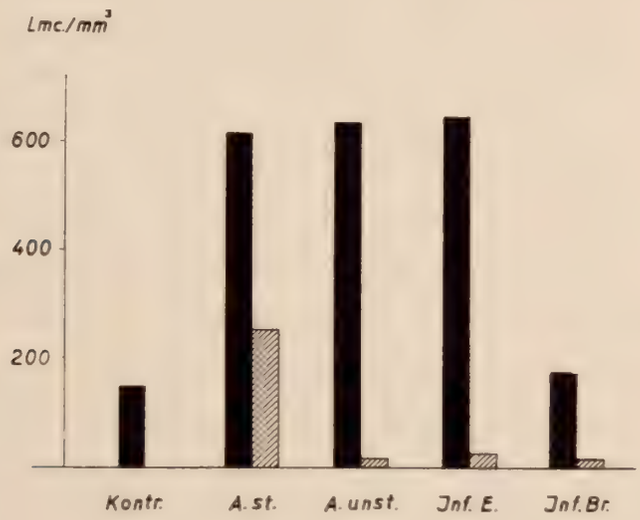

Abb. 15.

Lamellocytendichte (Lmc)mm³) von Wirtslarven der Stämme Hindelbank (ausgefüllt) uns Luxor (schraffiert) 65 Stunden nach Infektion. Kontr.: uninfizierte Kontroll-Larven. A. st. bzw A. unst.: steriler, bzw. unsteriler, experimenteller Anstich. Inf. E, bzw. Inf. Br.: Infektion mit Erlenbach-, bzw. mit Brissago-wespen.

Abb. 15 bestätigt alle Resultate der beiden vorhergehenden Untersuchungen an Cm- und Cr- Larven:

1. Nur die Larven stark reaktionsfähiger Wirtsstämme wie Cm und Hi bilden in unparasitiertem und unverletzten Zustand Lamellocyten; die Kontrolllarven der Stämme Cr und Lx weisen keine Lamellocyten auf.

2. Die Entstehungszeit der Lamellocyten fällt eindeutig ins III. Larvenstadium.

3. Durch Anstich wird die Bildung von Lamellocyten je nach Reaktionsvermögen der Drosophilalarven angeregt: Anstichlarven von Hi weisen ca. vier mal mehr Lamellocyten auf als die Kontrolllarven; dabei spielt es keine Rolle, ob der Anstich steril oder unsteril erfolgt. Die relativ hohe Lamellocytendichte (246/mm³) steril angestochener Lx-Larven ist nicht speziell bedeutungsvoll, stichverletzte Lx-Larven bilden zu 14,8% Pigment, es ist daher

durchaus möglich, dass sich unter den für das Präparat verwendeten Larven eine relativ hohe Anzahl pigmentbildende befanden.

Tabelle 14. — Anzahl und % Plasmatocyten (Plc) pro 0,5 mm³ Lymphe und Lymphocytendichte (Total Lc. pro 1 mm³ Lymphe) normaler (Kontrolle), experimentell angestochener (Anstich), mit Erlenbach (E) und mit Brissago (Br) infizierter Hindelbank- und Luxorlarven, 65 Std. nach der Infektion.

Wirtslarven Alter	Hindelbank			Luxor		
	Plc	%	Total Lc.	Plc	%	Total Lc.
Kontrolle, Infektionszeit.	735	84,1	914 900 1814	125	89,8	139 140 279
Kontrolle 65 Std. nach Infekt.	729	72,2	1009 950 1959	247	64,6	382 306 688
Anstich, steril 65 Std. nach Infekt.	1118	74,2	1506 1480 2986	681	65,1	1046 1510 2556
Infektion mit E 65 Std. nach Infekt.	840	34,7	2419 (2460) 4879	1270	81,2	1564 (2260) 3824
Infektion mit Br 65 Std. nach Infekt.	2123	73,5	2889 (2900) 5789	1752	89,0	1968 1317 3285

4. Von E-Wespen infizierte Wirtslarven bilden Lamellocyten genau im selben Masse wie die Anstichlarven desselben Stammes. Die Bildung von Lamellocyten beruht also ausschliesslich auf der Verwundung und nicht auf einer spezifischen Einwirkung der Wespe.

5. Erfolgt die Infektion durch Br-Wespen, wird die Vermehrung von Lamellocyten unterdrückt. Br-infizierte Hindelbanklarven weisen annähernd dieselbe Lamellocytendichte auf wie uninfizierte Kontrolllarven. Bei Lx sind die Lamellocytendichten immer so gering, dass Differenzen zwischen den Infektionen verschiedener Wespenstämme kaum festzustellen sind.

Die Lymphocytendichte scheint sich, wie bei Cm- und Cr-Larven, im Laufe der Entwicklung nicht wesentlich zu ändern: Kontrolllarven des mittleren II und späteren III. Stadiums zeigen kaum Unterschiede. Die Lymphocytendichte ist anscheinend stammspezifisch, diejenige von Lx ist beträchtlich kleiner als diejenige von Hi. Die Anstichlarven beider Wirtsstämme haben ihre Lymphocytenzahl etwas erhöht. Wie bei Cm und Cr wird die Lymphocytendichte durch Parasitierung vervielfacht, eine gesicherte Differenz zwischen Brissago- und Erlenbach-infizierten Wirtslarven ist jedoch nicht feststellbar. Möglicherweise liegt dies am relativ späten, untersuchten Stadium (65 St. nach Infektion). In diesem Zeitpunkt ist die Lymphocytendichte bereits stark reduziert (Abb. 13, S. 612), so dass sich Unterschiede weniger bemerkbar machen.

Die prozentuale Verteilung der Lymphocytenarten ist, wie auch die Lymphocytendichte, von Stamm zu Stamm verschieden. Blosser Anstich ändert nichts am Verhältnis von Plasmatocyten zu Podocyten. Infektion betrifft dieses Verhältnis nur bei speziellen Parasiten- Wirts-Kombinationen. So sinkt z. B. bei E-infizierten Hindelbanklarven, die sich durch hohe Reaktionsraten auszeichnen, der Anteil der Plasmatocyten auf die Hälfte desjenigen uninfizierter Kontrollen; d. h. die Umwandlung von Plasmatocyten zu Podocyten wird stark gefördert. Der relativ grosse Anteil Plasmatocyten in Br- infizierten Luxorlarven zeigt eventuell die Tendenz von Br, die Entwicklung von Plasmatocyten zu Podocyten zu hemmen (Vergl. Abb. 14).

4. Diskussion

Aus den Untersuchungen an Lymphpräparaten geht hervor, dass Kapseln und Pigment durch Zusammenschluss und Anlagerung von Lamellocyten mit anschliessender Pigmentierung entstehen. Kapseln kommen nicht durch Zusammenfügen von Pigmentkörnern zustande (Schlegel-Oprecht, 1954), sondern durch „Gewebebildung“ lebender, noch unpigmentierter Zellen. Ebenso

wurden nie irgendwelche spindelförmigen Zellen beobachtet, weder im Lymphbild normaler Larven noch im Zusammenhang mit Kapsel- und Pigmentbildung .Vorallem an der Pigmentbildung sind auch die Podocyten beteiligt. Dank ihrer amoeboiden, mit Fortsätzen versehenen Gestalt neigen sie besonders stark zur Verklumpung, ein Vorgang, der durch die enorme Lymphocytenzunahme bei Parasitierung noch gefördert wird. Die Diskrepanz zwischen den Reaktionsraten nur angestochener und parasitierter, reaktionsfähiger *Drosophila*larven (S. 594, 583) dürfte darauf beruhen, dass Anstichlarven absolut und z. T. auch prozentual nicht so viel Podocyten aufweisen wie parasitierte Larven; die Lamellocytendichte ist ja bei beiden Gruppen dieselbe. Möglicherweise fördert auch die Anwesenheit des Parasitenembryos den Zusammenschluss von Lamellocyten.

Bis zum Erscheinen der Arbeit von Rizki (1957) wurde angenommen, dass es sich bei den Lamellocyten um abnorme Lymphocyten handle, dies umso eher, als sie bei der Tumorentstehung eine ausschlaggebende Rolle spielen (Castiglioni, 1956; Rizki, 1957). Rizki zeigte jedoch, dass Lamellocyten an sich keine pathologische Zellform darstellen; sie sind die normalen, und während der Zeit des braunen Puparium fast ausschliesslich vorkommenden Lymphocyten. Die Anomalie im Lymphbild von angestochenen oder parasitierten Larven besteht lediglich darin, dass Lamellocyten zu früh gebildet werden, und dass sie der Melanisation verfallen (Rizki, 1957).

Die Fähigkeit, auf *Pseudeucoila*parasitierung hin verfrüht Lamellocyten zu bilden, ist bei *Drosophila* genetisch festgelegt (S. 584); die Fähigkeit jedoch, diese verfrühte Lamellocytenproduktion zu unterdrücken, ist eine stammspezifische Eigenschaft des Parasiten, welche ebenfalls auf genetischer Grundlage beruht (S. 593).

Bemerkenswert ist die enorme Erhöhung der Lymphocytendichte bei Parasitierung. Sie steht scheinbar in keinem Zusammenhang mit der Lamellocytenbildung. Schwach reaktionsfähige Wirtslarven (Cairo, Luxor) vervielfachen ihre Lymphocytendichte genau so wie stark reaktionsfähige (Camargue, Hindelbank), und Anstichlarven bilden Lamellocyten ohne die Dichte wesentlich zu erhöhen. Die geringe Dichtezunahme bei experimentellem Anstich hängt möglicherweise mit der Regeneration zusammen, wie Wigglesworth (1955) dies für *Rhodnius prolixus* angibt. Es ist indessen

nicht anzunehmen, dass die Vervielfachung der Lymphocytendichte bei parasitierten Larven etwas mit Regeneration zu tun hat. Die Stichwunde ist nur äusserst fein, jedenfalls eher geringfügiger als diejenige bei Anstichlarven, und innere Verletzungen durch den Parasitenembryo liegen zur Zeit der Lymphocytenvermehrung noch nicht vor, denn dieser liegt noch in den Eihüllen. Die Änderung der Lymphocytendichte bei Infektion hängt einerseits vom Wirt und anderseits vom Parasiten ab.

Das Verhältnis von Plasmatocyten zu Podocyten ist relativ stabil. Anstich bewirkt keinerlei Veränderung, Parasitierung nur in gewissen Fällen. Wird der Plasmatocytenanteil verändert, kann dies durch die zwei gegensätzlichen Tendenzen verwirklicht werden: die Entwicklung von Plasmatocyten zu Podocyten wird entweder gehemmt oder gefördert. Die Beeinflussung des Verhältnisses von Plasmatocyten zu Podocyten ist, wie die Änderung der Lymphocytendichte, wiederum sowohl vom Parasitenstamm wie vom Wirtsstamme abhängig.

Nach dem bisherigen Stand der Untersuchungen scheint das Lymphocytenbild von *Drosophila*larven bei Parasitierung durch *Pseudeucoila* folgende Veränderungen erleiden zu können: Frühzeitige Entstehung von Lamellocyten, „Gewebebildung" und Verklumpung derselben unter Beteiligung der Podocyten und anschliessende Melanisation, Erhöhung der Lymphocytendichte durch Neubildung von Plasmatocyten, Hemmung oder Förderung der Umwandlungsintensität von Plasmatocyten zu Podocyten. Es ist bemerkenswert, dass Brissago nicht nur in hohem Masse die Fähigkeit besitzt, Lamellocytenbildung zu unterdrücken, sondern anscheinend auch die Entwicklung von Podocyten teilweise hemmt und eventuell die durch Infektion verursachte Dichterzunahme drosselt.

V. BEZIEHUNGEN ZWISCHEN DER ABWEHRREAKTION UND DER BILDUNG VON PSEUDOTUMOREN

1. Problem und Technik

Da nachgewiesen worden ist, dass an der Kapsel- und Pigmentbildung die Lymphocyten beteiligt sind, können Abwehrreaktion und Bildung von Pseudotumoren miteinander verglichen werden. Allerdings wurden in parasitierten Larven nicht die verschie-

dentlich erwähnten Spindelzellen (Oftedal, 1953; Scharrer und Lochhead, 1950) gefunden, sondern die auch bei Pseudotumorbildung aktiven Lamellocyten (Rizki, 1957). Ich untersuchte nun an Larven des Tumorstammes B_3 (Barigozzi, 1955, 1956, 1957), ob die von Castiglioni (1956) beschriebenen Riesenzellen den Lamellocyten entsprechen. Weiter wurde vermutet, dass Tumorlarven gegen *Pseudeucoila* besonders abwehrfähige Wirte sein müssten. Ich prüfte daher den Stamm B_3 auf seine Reaktion gegen Parasitierung, und berücksichtigte noch einige Ergebnisse, die von Schlegel-Oprecht an drei weiteren Tumorstämmen ermittelt wurden.

H. L. Plaine und B. Glass (1955) erzielten beim Stamm Suppressor-erupt (Su-er bw; st er) welcher in 4% der Fälle larvale Melanome produziert, durch Fütterung von Tryptophan eine Erhöhung der Tumorrate auf 60% die wahrscheinlich dadurch zustande kommt, dass Tryptophan die Wirkung der Suppressoren aufhebt. Analoge Fütterungsversuche mit parasitierten Larven sollten zeigen, ob Tryptophan auch die Reaktionsraten zu erhöhen vermag. Desgleichen prüfte ich die Abwehrreaktion der Mutante vermillion (v), welche infolge der Unterbrechung der Kynureninsynthese Tryptophan anreichert (Green, 1949).

Bei den Tryptophanversuchen wurde für die Aufzucht der Larven nicht Standardfutter verwendet, sondern verschiedene, auf Agargrund aufgetragene Tryptophan-Hefe-Gemische. Die Verabreichung von D-L-Tryptophan variierte ich, um einen möglichst grossen Effekt zu erzielen. Presshefe oder Trockenhefe wurde mit 0,5—10 prozentiger, wässeriger Tryptophanlösung angerührt (gesättigte Lösung enthält höchstens 1% Tryptophan, der Überschuss wird in Flocken unter das Futter gemischt), oder Trockenhefe mit 5 Gewichtsprozent Tryptophan vermischt und minimal angefeuchtet. Ein Teil der Larven wurde schon nach dem Verlassen der Eihüllen auf Tryptophanfutter übertragen, ein anderer Teil erst im mittleren II. Stadium, anschliessend an die Parasitierung.

2. Ergebnisse

a) *Reaktion einiger Tumorstämme.*

In einer ersten Untersuchung verglich ich Lymphpräparate des Stammes tu B_3 mit solchen parasitierter Hindelbanklarven (Hi).

Dabei stellte sich heraus, dass auch bei tu B_3-Larven häufig Lamellocyten auftreten, welche sich, gleich denjenigen infizierter, reaktionsfähiger Larven, zusammenlagern und „Gewebe“ bilden. Es fällt allerdings auf, dass ein Teil dieser Zellen, gleichgültig, ob sie einzeln oder in Verbänden vorkommen, spindelförmig sind. Abgesehen von dieser Form jedoch entsprechen sie in allen Merkmalen den Lamellocyten, so dass man sie als „spindelförmige Lamellocyten“ bezeichnen kann (Abb. 16).

Abb. 16.
Spindelförmige Lamellocyten aus tu B_3 -Larven des späteren III. Stadiums. *a)*, *b)*: einzeln, *c)*: aus einem Zellverband. Vergr. (600 ×).

An dieser Stelle soll nochmals darauf hingewiesen werden, dass bei der Kapsel- und Pigmentbildung als Reaktion gegen Parasitierung niemals spindelförmige Zellen beobachtet wurden.

Eine Auszählung der Lamellocyten von B-$_3$Larven des späten III. Stadiums ergab eine Dichte von 168 Lamellocyten/mm_3 Lymphe, davon waren 18,5% spindelförmig. Infizierte Larven desselben Alters (65 Std. nach Infektion) zeigten eine Dichte von 234/mm^3, wovon 68% der Zellen Spindelform aufwiesen. Verglichen mit den Lamellocytendichten infizierter Hindelbanklarven (S. 615) scheinen diejenigen der tu B_3-Larven eher niedrig. In allen Präparaten waren jedoch schon mehrere, auspigmentierte Melaninschollen vorhanden, so dass nur noch der kleinere Teil Lamellocyten durch die Auszählung erfasst werden konnte. Melanisation setzt bei tu

B_3 etwas früher ein als bei reaktionsfähigen, normalen Larven, deren Zellen 65 Std. nach Infektion noch einzeln nachgewiesen werden können. Detaillierte Auszählungen der verschiedenen Lymphocytenarten dieses Stammes unternahm ich nicht, da solche Untersuchungen von Castiglioni (1956) durchgeführt wurden.

Der hohen Lamellocytendichte der B_3-Larven entsprechend war zu erwarten, dass dieser Stamm gegenüber *Pseudeucoila* speziell abwehrfähig ist, d. h. dass er sich durch eine hohe Kapselrate auszeichnet. Weiter nahm ich an, dass, im Falle einer Identität der normalen Lamellocyten des B_3-Stammes mit denjenigen meiner reaktionsfähigen Stämme, Infektion mit Brissagowespen (Br) die Bildung von Tumoren herabsetzen müsse, währenddem Infektion mit Erlenbachwespen (E) sowie experimenteller Anstich die Tumorbildung intensivieren sollte. Dies allerdings nur, falls die Lamellocytenverbände bei B_3-Larven im Entstehen begriffene Tumoren darstellen.

Tabelle 15. — Reaktionsraten des Stammes tu B_3 bei experimentellem Anstich und bei Parasitierung durch Erlenbach (E)- und Brissago (Br)-Wespen.

In Klammer: unvollständig ausgebildete Kapseln.

tu B_3 Larven	Kapseln ohne Tumoren		Kapseln + Tumoren		Nur Tumoren		Keine Reakt. (Keine Tumor.)		Total
	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	
Nicht infizierte Kontrollen	—	—	—	—	125	71,5	50	28,5	175
experimentell angestochen	—	—	—	—	69	88,5	9	11,5	78
infiziert mit E	—	—	22	12,3	133	80,0	14	7,7	179
infiziert mit Br	—	—	(4)	1,8	105	47,1	114	51,1	223

Tabelle 15 zeigt die Reaktionsraten, bzw. die Tumorraten nicht infizierter, experimentell angestochener und parasitierter Larven

des Stammes tu B_3. Da Pigmentbildung und Tumorbildung sich morphologisch nicht voneinander unterscheiden lassen, wird bei Tumorstämmen nur noch von kapselbildenden und tumorbildenden Larven gesprochen.

Die erste Erwartung bestätigt sich keineswegs: B_3 zeichnet sich, trotz grosser Lamellocytendichte, nicht durch eine hohe Kapselrate aus. Wir finden vielmehr bei E-infizierten B_3-Larven so niedrige Kapselraten, wie sie von den reaktionsschwachen Cairolarven mehrfach erreicht wurden (S. 579, 582). Wiederum zeigt sich, wie beim pigmentbildenden Stamme Zürich (S. 580), dass die Anwesenheit von Lamellocyten nicht genügt für erfolgreiche Abwehr, d. h. für Kapselbildung. Dagegen werden die übrigen Erwartungen durch die Resultate bestätigt. Anstich, ob experimentell oder durch Infektion erzeugt, erhöht die Tumorrate um eine gesicherte Differenz von 17% bzw. 21%, während Parasitierung durch Br-Wespen nicht nur die Kapselbildung verhindert, sondern auch die Tumorrate um ca. 30% senkt. Diese Resultate sprechen durchaus für eine Identität der Lamellocyten des Stammes tu B_3 mit denjenigen, welche bei normalen Stämmen als Reaktion auf Parasitierung gebildet werden. Ferner zeigen sie, was schon die Untersuchung der Lymphpräparate nahelegte, dass Lamellocyten an der Tumorbildung dieses Stammes zumindest massgebend beteiligt sind.

TABELLE 16. — Reaktionsraten der Tumorstämme tu^g, y^B, und tu^2 bei Infektion durch Laborwespen.

Tumorstamm (Infektion durch Labor)	Kapseln ohne Tumoren		Kapseln + Tumoren		Nur Tumoren (Pigment)		Keine Tumoren (Keine Reakt.)		Total
	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%	
tu^g Kontrolle	—	—	—	—	77	57,9	65	42,1	142
tu^g infiz.	—	—	19	9,0	91	43,1	101	47,9	211
y^B infiz.	—	—	4	6,3	8	12,6	51	81,1	63
tu^2 infiz.	—	—	3	11,1	6	22,2	18	66,7	27

Bedeutungsvoll erscheint der Befund, dass alle Wirtslarven des Tumorstammes, welche Kapseln bilden, immer zugleich auch Tumoren enthalten, wogegen Kapselbildung ohne gleichzeitige Pigmentschollen-Bildung bei normalen Wirtslarven häufig vorkommt.

Bei Tumorstämmen entstehen offenbar Kapseln wie Tumoren auf Grund ein und derselben Kompetenz. Diese Folgerung wird durch die Ergebnisse der Tabelle 16, welche aus unveröffentlichtem Material von Frau Dr. SCHLEGEL-OPRECHT stammen, gestützt: ermittelt wurden die Reaktionsraten einiger weiterer Tumorstämme. Wie beim Stamm tu B_3 ist die Kapselrate, trotz der Fähigkeit Tumoren zu bilden, relativ niedrig, und Kapseln entstehen nur in Wirtslarven, die auch Tumoren enthalten.

b) *Tryptophanversuche.*

Die beiden schwach reaktionsfähigen Stämme Cairo (Cr) und Luxor (Lx) wurden verwendet um festzustellen, ob Tryptophanfütterung die Abwehrfähigkeit dieser Wirte verstärken könne. Als

TABELLE 17. — Reaktionsraten der Stämme Cairo (Cr) und Luxor (Lx) nach Tryptophanfütterung, sowie Tumorrate (Pigment) der Mutante vermillion (v) in unparasitiertem (v Kontr.) und parasitiertem Zustande. (E/v) Parasitenstämme: Erlenbach (E) und Labor (L).

Parasit/ Wirt	Kapseln		Pigment		Keine Reakt.		Total	Trypt.	Futter
	Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%			
L/Cr	36	13.6	84	31.3	145	55.1	265	Kontr.	Presshefe mit Tryptophanlösung.
	47	23.6	77	78.7	75	37.7	199	1%	
	42	20,9	104	51,7	55	27,4	201	2%	
	31	60,8	10	19,6	10	19,6	51	5%	
	—	—	17	73,9	6	26,1	23	10%	
E/Lx	3	2,9	21	20,0	81	77,1	105	Kontr.	,,
	—	—	27	48,2	29	51,8	56	10%.	
L/Cr	14	8,7	70	44,0	75	47,3	159	Kontr.	Tryptophan-Trockenhefegemisch
	21	11,2	123	65,8	43	23,0	187	5%	
L/Cr	11	9,4	38	31,9	70	58,7	119	Kontr.	Tryptophanlösung mit Tockenhefe
	4	3,2	73	60,4	48	36,4	125	0,5%	
v. Kontr.	—	—	31	20,0	120	80,0	151	—	Standardfutter
E/v	—	—	33	91,6	3	8,4	36	—	

infizierende Parasiten verwendete ich Wespen der Stämme Erlenbach (E) und Labor (L). Da zwischen den Reaktionsraten von Wirtslarven, die unmittelbar nach dem Schlüpfen aus den Eihüllen und solchen, die erst anschliessend an die Parasitierung mit Tryptophan gefüttert wurden, keine nennenswerten Unterschiede bestehen, wurden in der Tabelle die betreffenden Ergebnisse zu einem einzigen zusammengezogen. Die Reaktionsraten dieser Wirtslarven sind in Tabelle 17 zusammengestellt.

Tryptophan erhöht die Gesamtreaktionsraten in allen Fällen um 20%—30%. Abgesehen vom ersten Versuch scheint es, dass Tryptophan weit eher die Pigmentraten verändert als die Kapselraten. Es ist zu bemerken, dass Tryptophan das Wachstum der Wirtslarven hemmt. Messungen zeigten eine gesicherte Längendifferenz von 0,3 mm zwischen Puppen normal gefütterter, bzw. mit Tryptophan gefütterter Larven. Diese Einwirkungen auf den Gesamtstoffwechsel lassen vermuten, dass die Pigmententstehung nicht in direktem Zusammenhang mit dem Tryptophanstoffwechsel zu stehen braucht. Sie könnte auch durch Sekundäreffekte ausgelöst werden. Lymphpräparate zeigen, dass die Erhöhung der Reaktionsraten durch Tryptophan auf einer Erhöhung der Lamellocytendichte um das drei-bis vierfache beruht.

Der Stamm vermillion bildet in 20% der Fälle spontan Melanome; durch Parasitierung wird diese Tumorrate auf 91,6% erhöht (Tab. 17). Dieses an sich grosse Reaktionsvermögen könnte in Zusammenhang mit dem angereicherten Tryptophan stehen. In diesem Falle zeigt sich aber deutlich, dass Tryptophan wohl auf die Pigmentrate Einfluss hat, dass es jedoch die Wirtslarve nicht zur Kapselbildung befähigt, denn v-Larven bilden keine Kapseln

3. Diskussion

Zwischen dem Verhalten der Tumorrate von tu B_3 einerseits und der Pigmentrate normaler Larven anderseits bei Anstich und Infektion liess sich eine weitgehende Übereinstimmung nachweisen. Diese Übereinstimmung zwischen Tumorbildung und Abwehrreaktion erklärt sich dadurch, dass sowohl die Entstehung von Tumoren wie die Pigmentbildung hauptsächlich durch verfrühte Lamellocytenproduktion beding sind (Rizki, 1957). Diese Befunde gaben Anlass zu dem Verdacht, dass reaktionsfähige Wirtstämme

eigentliche Tumorstämme sein könnten. Eine diesbezügliche Untersuchung von unparasitierten Hindelbanklarven ergab Tumorraten von 23,2% und 28,6%. Hindelbank ist also ohne Zweifel ein Tumorstamm. Zwischen der Tumorbildung von tu B_3 und Hindelbank bestehen aber wesentliche Unterschiede. So treten bei tu B_3 Spindelzellen auf, ein bei Abwehrreaktion nie beobachtetes Phänomen; ferner vermögen Hindelbanklarven bei Erlenbach-Infektion normalerweise aus dem Tumormaterial, bzw. Pigment, Kapseln aufzubauen, eine Fähigkeit, die bei allen vier untersuchten Tumorstämmen nur sehr beschränkt vorhanden ist. Ein weiterer wichtiger Unterschied zwischen den beiden Stämmen besteht darin, dass der Erbgang für Tumorbildung bei tu B_3 rezessiv (Barigozzi und Pasquale, 1956), für Pigmentbildung bei Hindelbank (und allen untersuchten Wirtstämmen) jedoch vorwiegend dominant ist. Die Entstehung von Melanomen bei tu B_3 beruht auf einem polygonen System; für die Abwehrreaktion bei den bekannten Wirtsstämmen darf man auf Grund der bisherigen Untersuchungen (Kap. III) eine ähnliche genetische Grundlage annehmen. Es wäre somit durchaus möglich, dass die verschiedenen, polygenen Systeme z. T. identische Allele enthielten. In Bezug auf Endoparasiten hätten Tumorgene also selektiven Wert, da die für Einkapselung verantwortlichen Faktoren angereichert würden infolge der besseren Fortpflanzungseignung abwehrfähiger Wirtslarven.

Die erhöhte, frühzeitige Lamellocytenbildung durch Tryptophan bei an sich schwach reaktionsfähigen Wirtsstämmen könnte interpretiert werden als Phänokopie der Tumorbildung, wie sie bei vermillion-Fliegen vorkommt. Die grosse Beeinflussbarkeit der Lymphocytenentstehung und Umwandlung durch äussere Einwirkungen (Verwundung, Parasitierung, Fütterung von Tryptophan, Temperatur) lässt vermuten, dass Entstehung und Umwandlung der Lymphocyten im Laufe der Larvenentwicklung und Metamorphose kaum von unmittelbarer, genischer Primärwirkung abhängen, sondern dass sie eher durch sekundäre Stoffwechselvorgänge gesteuert werden. Damit würde auch die genetisch ausserordentlich heterogene Bedingtheit der verschiedenen *Drosophila*-tumoren verständlich. Diese Deutung spricht gegen die von Shatouri (1956) aufgestellte Antigen-Antikörper-Hypothese der Tumorentstehung.

Für eine erfolgreiche Abwehrreaktion gegen *Pseudeucoila*, d. h. für die Enstehung von Kapseln, müssen allerdings, über die Fähigkeit der Tumorbildung hinaus, noch zusätzliche Faktoren auf die Affinitäten zwischen den Lamellocyten und dem Parasitenembryo wirken. Möglicherweise kommen noch Tumor-Suppressoren hinzu, die in unparasitiertem Zustande die Manifestation der Tumoren verhindern, und deren Wirkung erst durch die Stichverletzung aufgehoben wird (Vergl. Plaine und Glass, 1955).

Es ist denkbar, die Reaktionshemmung, die vom Parasitenstamm Brissago ausgeht, als eine sekundäre Anpassung der *Pseudeucoila* an reaktionsfähige Wirte zu interpretieren. Genauere Untersuchungen an *Pseudeucoila*- und *Drosophila*stämmen derselben geographischen Herkunft könnten interessante Hinweise auf das Zustandekommen des Reproduktionsgleichgewichtes zwischen den betreffenden Parasiten- und Wirtspopulationen ergeben.

VI. ZUSAMMENFASSUNG

1. Nach erfolgter Parasitierung durch *Pseudeucoila bochei* vermögen die *Drosophila*larven z. T. den Parasitenembryo in braunschwarze Pigmentkapseln zu hüllen, worin dieser abstirbt, sofern es ihm nicht gelingt, die Kapsel zu sprengen und zu verlassen. Oft wird das Pigment von der Wirtslarve nicht zu einer Kapsel gefügt und bleibt daher in Form von losen Schollen oder feineren Körnern im Coelom des Wirtes liegen. Diese Abwehrfähigkeit von *Drosophila melanogaster* zeigt stammspezifische Unterschiede.

2. Die von Schlegel-Oprecht (1953) durchgeführten Kreuzungsexperimente zwischen *Drosophila*stämmen mit hohen, bzw. niedrigen Kapselraten (% kapselbildender Wirtslarven) wurden wiederholt. Als Kreuzungspartner wurden u. a. die beiden Stämme Camargue (hohe Kapselrate) und Cairo (niedrige Kapselrate) einerseits, sowie neu, die extremer reagierenden Stämme Hindelbank (hohe K. r.) und Luxor (niedrige K. r.) anderseits verwendet. Die Abwehrreaktion gegenüber *Pseudeucoila* lässt sich auf Grund eines polyfaktoriellen Systems mit teilweiser Dominanz und unvollständiger Penetranz deuten. Wahrscheinlich ist auch das Eiplasma an der Übertragung der Abwehrfähigkeit beteiligt.

3. Die Untersuchung der Abwehrfähigkeit reaktionsstarker Wirtsstämme gegenüber *Pseudocoila*stämmen verschiedener geographischer Herkunft zeigen, dass die Reaktionsauslösung für den Parasiten stammspezifisch ist. Die beiden Wespenstämme Erlenbach und Labor (Kanton Zürich) bewirken eine starke Abwehrreaktion, währenddem gegen Brissago (Tessin, Schweiz) uur schwach reagiert wird.

4. Mit Hilfe von Kreuzungsversuchen zwischen den beiden Parasitenstämmen Erlenbach und Brissago wurde die Stammspezifität der Reaktionsauslösung untersucht. Gegen die F_1 der beiden reziproken Kreuzungen wird im wesentlichen so reagiert, wie gegen den mütterlichen Stamm. Gegen die parthenogenetische F_2 der beiden Kreuzungen wird gleich stark reagiert; die Reaktionsintensität verhält sich dabei intermediär verglichen mit den Reaktionen gegenüber der F_1 der beiden reziproken Kreuzungen.

5. Durch experimentellen Anstich von *Drosophila*larven der Stämme Hindelbank (starke Reaktion) und Luxor (schwache Reaktion) konnte gezeigt werden, dass die stammspezifische Reaktion durch eine unspezifische Stichverletzung ausgelöst wird.

6. Da von reaktionsfähigen Wirtsstämmen wie Hindelbank und Camargue gegen Parasitierung durch Brissagowespen nicht reagiert werden kann, muss geschlossen werden, dass die Brissagoweibchen oder deren Eier, bzw. deren Embryonen die Wirtsreaktion unterdrücken. Dieser Hemmungseffekt wurde durch Doppelinfektionsversuche bewiesen. Hindelbanklarven, die sowohl von Erlenbach- als auch von Brissagowespen parasitiert werden, zeigen viel niedrigere Reaktionsraten als zweimal von Erlenbachwespen infizierte Kontrollarven. Die Reaktionshemmung durch Brissagoembryonen beruht erstens auf einer Verminderung der Pigmentproduktion und zweitens auf einer Pigmentabstossenden Wirkung der Embryonen. Das noch vorhandene Kapselmaterial bleibt somit in losen Schollen im Coelom der Wirtslarve liegen.

7. Auf Grund der Resultate der Kreuzungs- und Doppelinfektionsversuche wurde eine Hypothese über den Erbgang der stammspezifischen Reaktionsauslösung aufgestellt. Angenommen wurde ein Faktor I (Inhibitor), welcher im Ei die Bildung eines Plasmafaktors bewirkt, der den entstehenden Embryo zur Reaktionsunterdrückung befähigt.

8. Auf Grund von Lymphpräparaten nach May- Grünwald-Giemsa wurden die Lymphocytenarten von *Drosophila*larven klassifiziert. Für die vorliegenden Untersuchungen wurden drei Typen unterschieden: Plasmatocyten, Podocyten, Lamellocyten. Die Podocyten dürften aus den Plasmatocyten, und die Lamellocyten aus den Podocyten entstehen (Rizki, 1956).

9. Präparate parasitierter *Drosophila*larven des III. Stadiums zeigen, dass Kapseln und Pigmentschollen durch Zusammenlagerung (Gewebebildung) von Lamellocyten entstehen, die anschliessend melanisiert werden und nekrotisieren. An der Pigmentbildung sind auch noch Podocyten beteiligt, die zusammen mit Lamellocyten verklumpen.

10. Von parasitierten und unparasitierten Larven verschiedener Wirtsstämme wurden die Lymphocyten ausgezählt, und die Resultate miteinander verglichen. Parasitierung durch *Pseudeucoila* erhöht die Lymphocytendichte (Anzahl Lymphocyten /mm^3 Lymphe) meist um das Mehrfache unparasitierter Kontrolllarven. Diese Dichtezunahme ereignet sich unabhängig von der Reaktionsfähigkeit der betreffenden Wirtslarven. Das Dichtemaximum fällt ins mittlere III. Larvenstadium. Die Dichtezunahme ist abhängig vom Wirtsstamme einerseits und vom Parasitenstamm anderseits.

11. Unparasitierte Larven schwach reaktionsfähiger Wirtsstämme (Cairo, Luxor) weisen bis zum späten III. Stadium noch keine Lamellocyten auf; bei stark reaktionsfähigen Wirtsstämmen (Hindelbank, Camargue) treten Lamellocyten sporadisch auf seit Ende des II. Stadiums. Experimenteller Anstich sowie Infektion durch Labor- und Erlenbachwespen erhöhen die Lamellocytendichte reaktionsfähiger Wirtslarven um ein Vielfaches, währenddem parasitierte, reaktionsschwache Wirte nur wenig Lamellocyten bilden.

12. Werden reaktionsfähige Wirtslarven von Brissagowespen infiziert, unterbleibt die Lamellocytenvermehrung. Von Brissago parasitierte Hindelbanklarven enthalten gleich viele Lamellocyten wie unparasitierte Kontrolllarven.

13. Das Verhältnis von Plasmatocyten zu Podocyten variiert von Stamm zu Stamm. Im Laufe der Larvenentwicklung verschiebt es sich zu Gunsten der Podocyten. Bestimmte Parasiten-Wirts-Kombinationen können eine Verländerung dieses Verhältnisses zur Folge haben, indem sie die Entwicklung von Plasmato-

cyten zu Podocyten entweder hemmen ode fördern. Experimenteller Anstich beeinflusst das Verhältnis nicht wesentlich.

14. Das Lymphbild von Larven des Tumorstammes B_3 wurde verglichen mit demjenigen normaler, reaktionsfähiger Larven. tu B_3-Larven weisen, in parasitiertem und unparasitiertem Zustande, eine grosse Anzahl Lamellocyten auf, welche eine starke Tendenz zur Zusammenlagerung und Verklumpung zeigen. Ein Teil der normalerweise runden Lamellocyten nimmt Spindelform an.

15. Die Reaktionsraten experimentell angestochener und parasitierter tu B_3-Larven wurden geprüft. Anstich und Infektion durch Erlenbachwespen erhöhen die Tumorrate, Infektion durch Brissagowespen vermindert die spontane Tumorbildung beträchtlich. Die Tumorrate von tu B_3 verhält sich also bei Anstich und Parasitierung analog den Reaktionsraten abwehrfähiger Wirtslarven.

16. Trotz intensiver Tumorbildung und hoher Lamellocytendichte zeigt tu B_3 eine relativ niedrige Kapselrate. Nur Wirtslarven, welche auch Tumoren enthalten, bilden Kapseln. Diese Beobachtung bestätigte sich an einigen weiteren Tumorstämmen.

17. Unparasitierte Larven des stark reaktionsfähigen Stammes Hindelbank wurden auf spontane Melanintumoren geprüft. Dabei stellte sich Hindelbank als ein eigentlicher Tumorstamm heraus.

18. Durch Tryptophanzusatz im Futter konnten die Reaktionsraten reaktionsschwacher Wirtslarven (Cairo, Luxor) erhöht werden. Tryptophan verändert meist nur die Pigmentrate.

19. Larven des tumorbildenden Stammes vermillion (v, Tryptophan-speichernd) erhöhen bei Infektion durch Erlenbachwespen ihre Tumorrate (bzw. Pigmentrate) beträchtlich. Kapseln werden jedoch keine gebildet.

LISTE DER IN DIESER ARBEIT VERWENDETEN PSEUDOCOILA- UND DROSOPHILASTÄMME

Pseudocoilastämme:

Stamm	Herkunft	Abkürzung	Ausgelöste Wirtsreaktion
Labor	Zürich (Schweiz)	L	stark
Erlenbach	Zürich (Schweiz)	E	stark
Brissago	Tessin (Schweiz)	Br	schwach

Drosophilastämme

Stamm	Herkunft	Abkürzung	Abwehrfähigkeit
Camargue	Frankreich	Cm	starke Kapselbildung
Hindelbank	Bern (Schweiz)	Hi	
Zürich	Schweiz	Z	starke Pigmentbildung
Sevelen	Schweiz	Se	schwache Kapselbildung
Cairo	Aegypten	Cr	Schwache Kapsel- und Pigmentbildung
Luxor	Aegypten	Lx	

LITERATURVERZEICHNIS

Barigozzi, C. 1954. *The appearence of abnormal groups of cells during or after development: Tumors and Pseudotumors.* Caryologia, Suppl. to Vol. VI, 338-354.

— 1956. *Le forme fondamentali dei genotipi complessi.* Suppl. a „La Ricerca Scientifica" Anno 26°.

— und A. Di Pasquale. 1955. *Lokalisierte, polygenische Systeme, die die Manifestierung von Pseudomelanomen bei Drosophila melanogaster bestimmen.* Rev. Suisse de Zool., Tome 62, n° 19.

— 1956. *A contribution to the genetics of the so called Melanotic Tumors (Pseudotumors) of Drosophila melanogaster.* Estratto dai Rendiconti, Classe di Scienze, Vol. 90.

— 1957. *Sulla la localisatione del genotipo che determina gli pseudotumori in Drosophila melanogaster.* Suppl. a „La Ricerca Scientifica" Anno 27°.

Castiglioni, M. C. 1956. *Nuove osservazioni sulla produzione degli pseudotumori in Drosophila melanogaster.* Suppl. a „La Ricerca Scientifica" Anno 26°.

Green, M. M. 1949. *A study of Tryptophane in eye colour mutants of Drosophila.* Genetics, 34.

Jenni, W. 1951. *Beitrag zur Morphologie und Biologie der Cynipide Pseudeucoila bochei Weld, eines Larvenparasiten von Drosophila melanogaster Meig.* Acta zool. Bd. XXXII.

Nostvik, E. 1954. *A study of Pseudeucoila bochei Weld and its relationship to Drosophila melanogaster Meig.* Genetica ed Entomologia, Vol. II.

Oftedal, P. 1953. *The histogenesis of a new tumor in Drosophila melanogaster and a comparison with Tumors of five other stocks.* Zeit. f. Ind. Abst. u. Vererbungslehre, 85: 408-422.

Plaine, H. L. and B. Glass. 1955. *Influence of Tryptophan and related compounds upon the action of a specific gene and the indcution of melanotic tumors in Drosophila melanogaster.* J. Genet. Vol. 53, No. 2.

Rizki, M. T. M. 1953. *The larval bloodcells of Drosophila willistoni.* J. of. Exp. Zool. Vol. 123. No. 3.

— 1957. *Alterations in the hemocyte population of Drosophila melanogaster.* J. Morph. Vol. 100. No. 3.

— 1957. *Tumor formation in relation to metamorphosis in Drosophila melanogaster.* J. Morph. Vol. 100. No. 3.

Scharrer, B. and M. S. Lochhead. 1950. *Tumors in invertebrates.* Cancer Research. Vol. 10.

Schlegel-Oprecht, E. 1953. *Versuche zur Auslösung von Mutationen bei der zoophagen Cynipide Pseudeucoila bochei Weld und Befunde über die stammspezifische Abwehrreaktion des Wirtes Drosophila melanogaster.* Zeit. f. Ind. Abst. u. Vererbungslehre. Bd. 85.

Schneider, F. 1950. *Die Abwehrreaktion des Insektenblutes und ihre Beeinflussung durch die Parasiten.* V. j. schr. naturforsch. Ges. Zürich. 95.

Shatoury, H. H. El. 1956. *An immunological hypothesis of tumor development in Drosophila.* Roux' Archiv. Bd. 148.

Stark, M. B. 1919. *A hereditary tumor.* J. exp. Zool. 27.

Weld, L. H. 1944. *Descriptions of new Cynipidae including two new genera.* Procee. Entomol. Soc. Washington. Bd. 46.

Wilson, J. T. 1924. *Two new hereditary tumors in Drosophila.* Genetics, 9.

Tome 66, nº 28 — Décembre 1959

Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum de Paris (Prof. J. Millot)
und Hirnanatomisches Institut Waldau-Bern (Prof. E. Grünthal)

Über das Gehirn einiger *Dasyproctinae (Rodentia-Hystricomorpha, Dasyproctidae)*

von

G. PILLERI

(Waldau-Bern)

Mit 3 Textabbildungen

EINLEITUNG

In einer früheren Arbeit haben wir das Gehirn von *Dasyprocta aguti* einer Neubeschreibung unterzogen, nachdem die in der Literatur verstreuten deskriptiven Angaben und Messungen mangelhaft und oft irreführend sind. Die Anschaffung von spätfötalen Stadien der gleichen Art ermöglichte damals auch Teilprobleme der Ontogenese zu berücksichtigen. Im folgenden werden die Gehirne von *Myoprocta acouchy* und *Dasyprocta mexicana* beschrieben. Das Material stammt aus dem Laboratoire d'Anatomie comparée des Pariser Naturhistorischen Museums. Wir sind für die freundliche Überlassung der kostbaren anatomischen Präparate Herr Professor J. Millot und Dr. J. Anthony zu grossem Dank verbunden.

SYSTEMATIK

Die Subfamilie *Dasyproctinae* Murray (1866) umfasst nach Simpson zwei Gattungen: *Dasyprocta* Illiger (1811) und *Myoprocta* Thomas (1903). *Dasyprocta* zählt 44, *Myoprocta* 8 Arten (Ellermann 1940). *Keine der Gattungen ist fossil oder subfossil.*

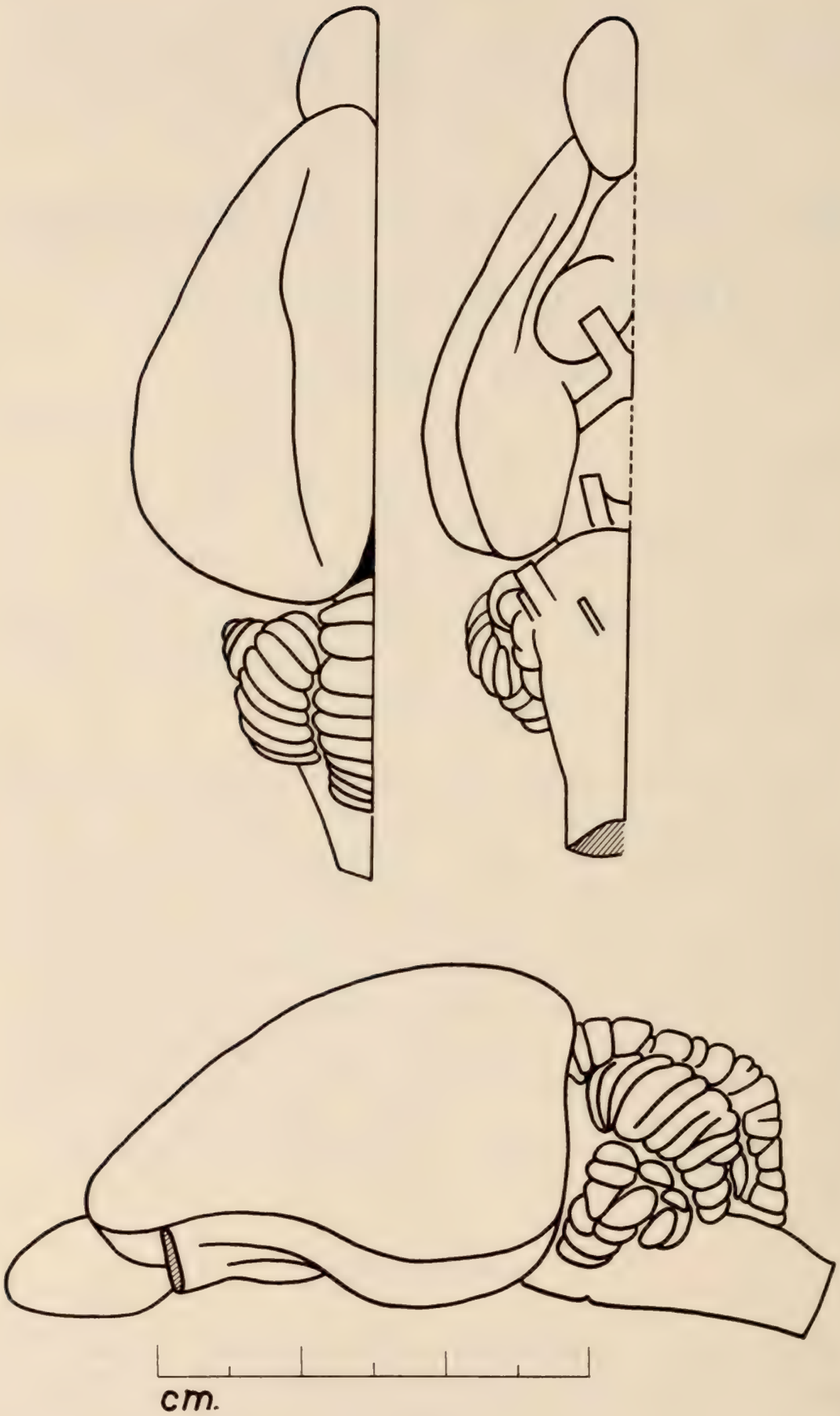

Abb. 1.

Myoprocta acouchy: dorsale, basale and laterale Ansicht des Gehirnes (schematisch).

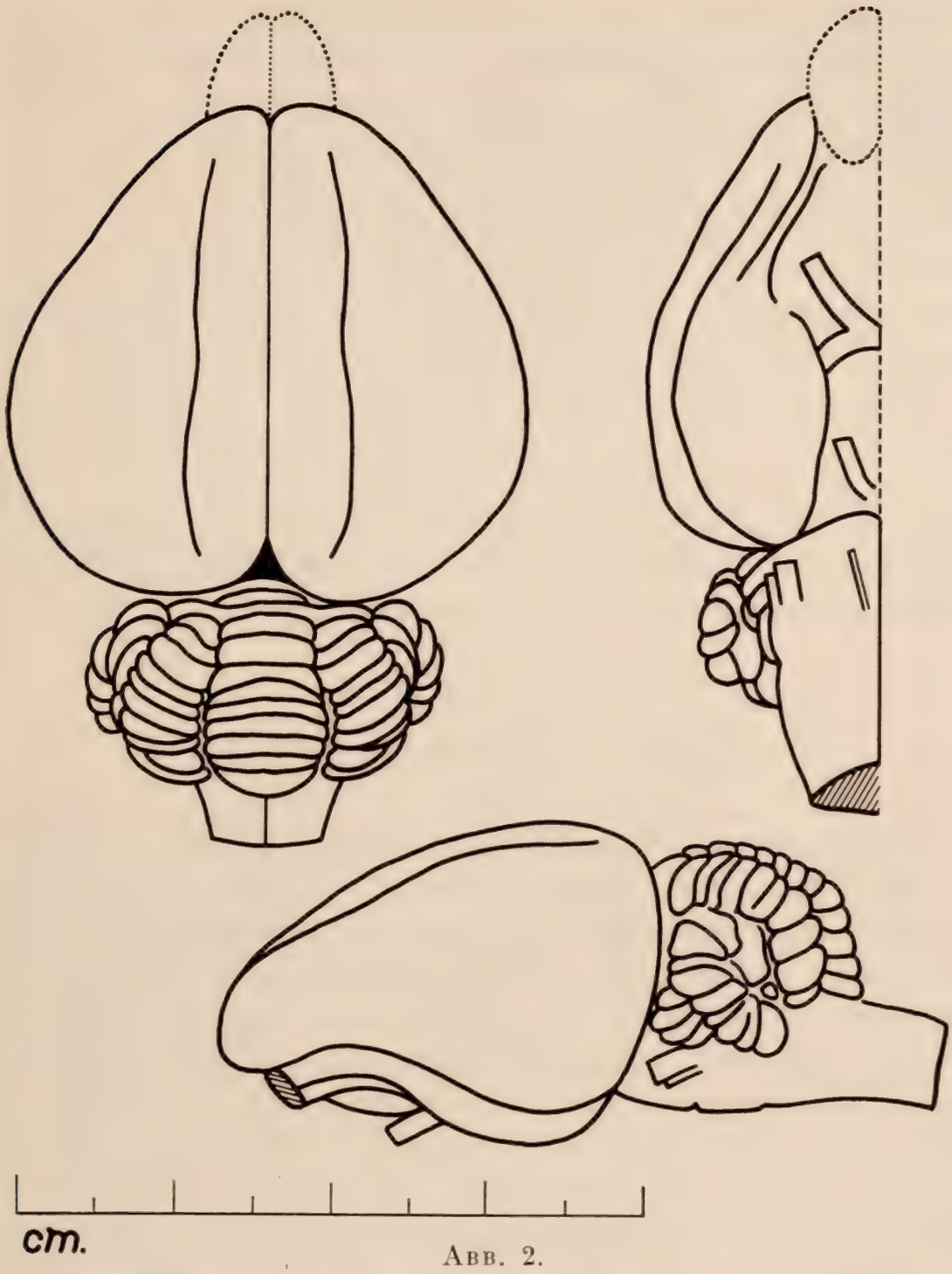

Abb. 2.
Dasyprocta mexicana: dorsale, basale und laterale Ansicht des Gehirnes (schematisch).

HIRNBESCHREIBUNGEN

Myoprocta acouchy Erxleben (1777).

Das Hirngewicht (Formolmaterial) beträgt 18 gr. Bei dorsaler Betrachtung sind die Hemisphären frontal zugespitzt, seitlich kon-

vergent im vorderen, etwas parallel abgerundet im hinteren Drittel und caudal quer abgestumpft. Die mediale Mantelkante geht caudal nur eine kurze Strecke auseinander. Die dorsale Oberfläche des Mantels ist von zahlreichen Gefässfurchen durchzogen. Eine parasagittale echte Furche ist nur in den hinteren $^2/_3$ der Hemisphäre vollkommen ausgebildet. Im dorso-frontalen Bereich findet sich in der gleichen Richtung, jedoch von der ersten getrennt, eine etwa 3 mm lange Furche. Die Bulbi olfactorii sind von den frontalen Polen nicht überdeckt. Die Fissura rhinalis verläuft kontinuierlich. Der Lobus piriformis ist schlank, stark oral vorspringend. Die Tubercula olfactoria liegen, durch die orbitale Aushöhlung der Hemisphäre, etwas schief. Die Pars oralis tuberis ist kurz. Das Kleinhirn ist ziemlich gedrungen, der Sulcus paramedianus ist wenig tief; die Paraflocculi sind anliegend, relativ wenig vorspringend, deren Achsen mehr caudo-lateral gerichtet.

Dasyprocta mexicana Saussure (1860)

Das Hirngewicht (Formolmaterial) beträgt 15 gr. Das Endhirn ist, dorsal betrachtet, breiter als lang, mit stark abgerundeten frontalen und occipito-medialen Konturen. Die parasagittale dorsale Furche verläuft ohne Unterbrechnungen oder Teilung und beherbergt ein dickes Gefäss. Seitlich von dieser findet sich im dorso-caudalen Drittel der Hemisphäre eine schwach ausgebildete Fovea. Die latero-orale Ausladung des temporalen Neocortex ist stärker als bei *Dasyprocta acouchy* und *aguti*, der Lobus piriformis wird aber seitlich vom Neocortex nicht stark überlagert. Die übrigen rhinencephalen Strukturen und das Kleinhirn sind denen der erwähnten Arten ähnlich.

Quotienten

Wie in früheren Arbeiten werden für einzelne Hirnteile zum Zwecke der vergleichenden Untersuchung Quotienten aus linearen Messungen ausgearbeitet. Die Werte der hier untersuchten Gehirne sind in folgender Tabelle zusammengestellt:

TABELLE 1

Quotienten			Palaeo-Neocortex Index	Hypothalamuslänge: Grosshirnlänge	Kleinhirnbreite: Grosshirnbreite	Kleinhirn + Paraflocculus: Kleinhirn ohne Paraflocculus
Familie *Dasyproctidae*	Subfamilie *Dasyproctinae*	*Myoprocta acouchy* .	0,79	0,26	0,78	0,80
		Dasyprocta mexicana	0,69	—	0,63	0,79
		Dasyprocta aguti . .	0,78	0,26	0,70	0,84
	Subfam. *Cuniculinae*	*Cuniculus paca* * .	0,78	0,26	0,70	0,84

* Mittelwert aus 6 Gehirnen!

Messungen (in mm.)

Tierangaben	A	B	C
Länge des Grosshirns	36	33	36
Breite des Grosshirns	32	38	36
Höhe des Grosshirns	24	22	27
Länge des Kleinhirns	20	18	20
Breite des Kleinhirns mit Paraflocculi .	25	24	30
Breite des Kleinhirns ohne Paraflocculi .	20	19	20
Höhe des Kleinhirns mit Brücke . . .	20	21	23
Länge der Brücke	6	6	6
Breite der Brücke	14	10	15
Länge des Bulbus olfactorius	13	—	14
Breite des Bulbus olfactorius	7	—	7
Länge des Tractus olfactorius	14	8	11
Breite des Tuberculum olfactorium . .	6	6	7
Entfernung zwischen den Fissurae rhinales	26	30	30
Fissura rhinalis → Uncus piriformis . .	11	9	12
Kleinste Entfernung zwischen den Unci piriformes	5,5	8	8
Länge des Hypothalamus	9,5	6,5	11
Durchmesser des N. opticus	2,3	—	2
Durchmesser des N. trigeminus	4	3	3
Index $\frac{\text{Hypothalamuslänge}}{\text{Grosshirnlänge}}$	0,26	—	0,31
Hypophysenlänge	—	—	—
Hypophysenbreite	—	—	—
Epiphysenlänge	—	8	11

A = *Myoprocta acouchy* — 1924/357, Sammlung Anatomie Comparée-Museum Paris.
B = *Dasyprocta mexicana* — 1926/394, Sammlung Anatomie Comparée-Museum Paris.
C = *Dasyprocta aguti*, Sammlung Zoolog. Institut Basel.

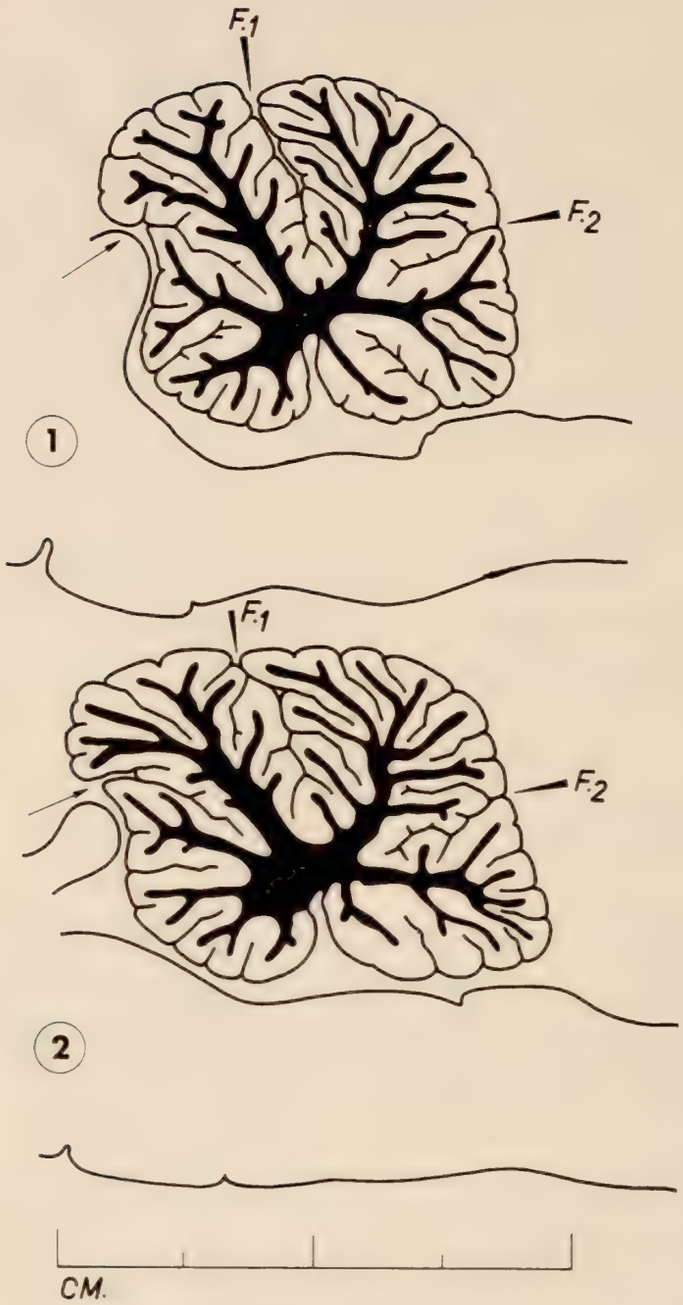

Abb. 3.
Schematischer Mediansagittalschnitt von *1: Dasyprocta mexicana* und *2: Myoprocta acouchy*. $F._1$, $F._2$ = Fissura prima und Fissura secunda des Kleinhirns.

ZUSAMMENFASSUNG

Das Material ist für die artenreiche Subfamilie *Dasyproctinae* zu gering, und ermöglicht nicht die Ausarbeitung endgültiger hirnmorphologischer und dimensionaler Besonderheiten, die einen *taxonomischen* Wert hätten. Deswegen beschränken wir uns vor-

läufig auf die Darstellung der Hirnformen von *Myoprocta acouchy* und *Dasyprocta mexicana*. Weiteres Material wird eine vergleichende Untersuchung erlauben.

LITERATURVERZEICHNIS

CABRERA A., JEPES .J, 1940. *Mamiferos sud-americanos (Vida costumbre y descripcion)*. Comp. argent. Editores, Buenos Aires.

ELLERMAN J. R., 1940. *The families and genera of living rodents*. Ed. British Museum, London.

GRASSÉ P. P., 1955. *Traité de Zoologie: Mammifères*. Tome XVII Masson, Paris.

MOOJEN J., 1952. *Os roedores do Brasil*. Bibl. cientif. brasileira, Rio de Janeiro.

PILLERI G., 1959. *Zur Morphologie und postembryonalen Entwicklung des Gehirnes von Dasyprocta aguti, Lin. (Rodentia, Hystricomorpha)*. Rev. Suisse Zool. 66: 545-553.

— 1959. *Makroskopische und vergleichend-anatomische Betrachtungen über das Zentralnervensystem der Nagetiere — 2. Beitrag: Hystricomorpha*. Acta anatom. (im Druck).

SIMPSON G. G., 1945. *The principees of classification and a classification of mammals*. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist., *85*: 1-350.

Tome 66, nº 29 — Décembre 1959

Potentialités morphogènes dans la peau du Triton en régénération [1]

par

Anne DROIN

de Genève.

Avec 48 figures dans le texte.

SOMMAIRE

Pages

Introduction 642

Chapitre premier. — *Les territoires de régénération* 643
1. La notion de territoires; historique 643
2. Les zones du territoire de la patte antérieure chez le Triton 645
3. Localisation de potentialités dans la peau d'un territoire 647

Chapitre II. — *Remplacement de la peau du bras par celle de l'épaule (zone hétérotopique C)* 648
1. Position du problème 648
2. Technique 649
3. Résultats et description de quelques cas 650
4. Résumé 659
5. Expériences témoins: *a*) peau du bras enlevée et remise en place 659
b) peau neutre, du flanc, greffée à la place de celle du bras 660
6. Conclusions 661

Chapitre III. — *Greffe croisée de peau de bras gauche sur bras droit et réciproquement* 662
1. Position du problème 662
2. Résultats et analyse de quelques cas 663
3. Conclusions 669

[1] Travail exécuté et publié grâce à une subvention de la « Donation G. et A. Claraz, instituta et curata Johannis Schinz professoris auspiciis ».

Pages

CHAPITRE IV. — *Régénération axiale après retournement de 180° de la peau seule de la zone A* 670
1. Position du problème 670
2. Résultats et description de quelques cas 673
3. Conclusions 682

CHAPITRE V. — *Déplacement en territoire neutre (flanc) de la peau de la zone C, après retournement de 180°, et déviation du nerf brachial* 683
1. Conditions de l'expérience 683
2. Description de quelques cas 684
3. Conclusions 689

CHAPITRE VI. — *Remplacement de la peau du stylopode de la patte antérieure par celle du stylopode de la patte postérieure et réciproquement, suivi d'amputation des deux membres* 691
1. Problème et technique 691
2. Résultats et description de quelques cas 693
3. Résumé 702
4. Expériences témoins: amputation simple des membres antérieur et postérieur 703
5. Conclusions 704

Conclusions 705

Auteurs cités 708

INTRODUCTION

Quelques mois après mon entrée au Laboratoire de Zoologie, M. le professeur GUYÉNOT me proposa de faire quelques expériences de régénération chez le Triton, pour me familiariser avec les méthodes, soit de déviation des nerfs, soit de transplantation.

Je tentai donc quelques essais dans plusieurs directions, tout d'abord sur le territoire queue: fissuration longitudinale de la queue, greffe de peau du territoire patte sur l'axe de la queue dénudé. Puis, sur le territoire patte, j'essayai de transplanter des tranches de queue, adultes et en régénération; sur la zone C, je retournai la peau de cette zone et finalement je la greffai à la place de celle du bras. Cette tentative fut celle qui donna le plus de résultats positifs et intéressants, et le professeur GUYÉNOT me conseilla de poursuivre cette recherche sur les potentialités morphogènes de la peau de Triton et d'en faire le sujet de ma thèse.

J'aimerais dire ici à mon maître, M. le professeur Guyénot, toute la reconnaissance que je lui dois pour ses suggestions, ses conseils et son aide. Il n'a cessé de m'encourager tout au long de ce travail et je lui exprime ma profonde gratitude et mon fidèle attachement.

Je tiens aussi à remercier tous mes collègues de l'Institut de Zoologie, en particulier M. V. Kiortsis, chef des travaux, pour l'aide et les conseils qu'il m'a prodigués.

Chapitre premier

LES TERRITOIRES DE RÉGÉNÉRATION

1. *La notion de territoires; historique.*

C'est en 1925 que Guyénot, relatant ses expériences sur la régénération du museau chez le Triton, reprises et étendues par M. Vallette, employa pour la première fois le mot de territoire dans le sens de territoire de régénération (Guyénot et Vallette, 1925). En effet, les sections antérieures du museau sont suivies de régénération tandis que les sections postérieures n'entraînent qu'une seule cicatrisation. La régénération, lorsqu'elle a lieu, n'est pas due à la présence des lobes olfactifs comme l'avait avancé A. von Szüts (1914). L'ablation des lobes olfactifs peut, en effet, être suivie de régénération si la section est assez antérieure. C'est pourquoi Guyénot concluait que l'absence de régénération du museau est due à l'extirpation totale de tout le « territoire » nasal, et il ajoutait: « Le cas paraît justifiable de cette interprétation générale, suivant laquelle un organe ne serait capable d'être régénéré que dans la mesure où il subsiste une portion du territoire morphologique auquel il appartient. »

Une conclusion semblable fut tirée par Guyénot (1926) de ses expériences sur la perte du pouvoir de régénération chez les Anoures. Il fit remarquer que les têtards de Crapaud peuvent encore régénérer la queue à un âge où les pattes ne sont déjà plus capables de restitution. Cependant cette différence persiste même lorsque ces organes sont transplantés par hétérogreffes sur des larves de salamandre, qui constituent un terrain favorable à la régénération.

Aussi concluait-il : « l'organisme est, en un certain sens, une mosaïque de territoires ayant des possibilités régénératives propres et les perdant indépendamment les unes des autres ».

Les expériences ultérieures montrèrent que, si l'on enlève entièrement un territoire, patte, museau ou queue, ces organes ne sont plus régénérés par le reste de l'organisme.

Peu après, Guyénot et Schotté (1926) apportaient la preuve de l'existence de territoires spécifiques de régénération chez *Triton cristatus*, en utilisant une méthode sur laquelle P. Locatelli venait d'attirer l'attention. Ayant observé l'apparition de pattes hétérotopiques dans la région du bassin, lorsque le nerf sciatique avait été accidentellement dévié et aboutissait à la peau, l'auteur avait réalisé volontairement cette expérience et obtenu un certain nombre de pattes surnuméraires. Elle pensait que le nerf agissait par son action morphogène propre, déterminant la formation d'une patte. Cette interprétation ne cadrait pas avec les faits observés par Guyénot; c'est pourquoi, avec Schotté, il dévia, soit le nerf brachial, soit le nerf sciatique de façon à les faire aboutir à diverses distances du point d'insertion du membre normal. Lorsque le nerf brachial vient affleurer dans la région de l'épaule, il provoque la formation d'une patte surnuméraire. Si ce nerf aboutit dans la région de la crête, il fait pousser une petite crête; de même le nerf sciatique dévié dans la région du bassin fait pousser une patte postérieure, tandis que, s'il est amené plus en arrière, dans la base de la queue, il fait pousser un organe caudiforme. Les auteurs concluaient : « Un même nerf peut provoquer indifféremment la formation d'une patte, d'une queue ou d'une crête suivant qu'on le fait aboutir dans l'un ou l'autre de ces territoires. Il ne saurait donc, en tout cas, s'agir d'une action morphogène spécifique du nerf. »

Ces premières expériences étaient basées sur la méthode de la déviation des nerfs qui permet de tracer les limites des divers territoires : si le nerf brachial aboutit trop en avant ou trop en arrière dans la région de l'épaule, il ne fait plus rien pousser. Si le nerf sciatique aboutit à la limite des territoires patte postérieure et queue, ou encore à la limite de ces territoires et de celui de la crête, il fait pousser des chimères bipartites ou tripartites.

D'autre part, ces territoires gardent leurs potentialités propres après transplantation, comme le montrèrent Guyénot et Ponse (1930). On peut faire pousser une patte en transplantant du terri-

toire patte sur la queue et réciproquement un organe caudiforme en transplantant du territoire queue sur l'épaule. Enfin, l'ablation complète du territoire supprime en même temps la régénération correspondante; c'est ce qui résultait des expériences de Guyénot et Vallette sur la régénération du museau et de celles de Schotte (1926) relatives à l'ablation du territoire queue. L'ensemble de ces résultats a été présenté par Guyénot (1927 *b*, 1929).

Les résultats obtenus chez le Triton furent retrouvés chez le Lézard, *Lacerta muralis*. Utilisant la méthode de déviation des nerfs, Guyénot obtint des régénérats atypiques montrant l'existence d'un territoire queue et d'un territoire patte postérieure. Contrairement aux résultats obtenus par un autre auteur (Marcucci), le territoire de la patte antérieure n'a jamais donné qu'une simple cicatrisation après amputation ou déviation du nerf.

La nouvelle notion de territoires permettait de poser sur des bases inédites le problème de la morphogenèse dans la régénération. Alors que l'on tablait sur l'unité de l'organisme, on admettait que la destinée d'un bourgeon de régénération dépendait de sa place dans l'ensemble: c'est pourquoi il produit ici une patte, là une crête ou une queue. En fait, on sait maintenant qu'en dépit de son unité physiologique, l'organisme est une mosaïque de territoires nettement délimités et possédant des potentialités morphogènes propres. Changés de place par transplantation, ces territoires gardent leurs potentialités et les extériorisent s'ils reçoivent une innervation suffisante.

La notion de territoires est susceptible de généralisation. L'action de l'hormone mâle sur la formation d'excroissances digitales chez le Crapaud ne se manifeste que dans un certain territoire qui est le même dans les deux sexes. D'une façon générale, l'action des gènes, cependant présents dans toutes les cellules du soma, ne s'exerce que dans certains tissus ou dans certaines régions, capables de donner une réponse spécifique. Le problème phénogénétique est lié à deux éléments: le gène qui intervient dans certains processus réactionnels et le territoire capable de les réaliser.

2. *Les zones du territoire de la patte antérieure chez le Triton.*

Après une exploration systématique du territoire de la patte antérieure par la méthode de déviation des nerfs, Guyénot, Dini-

CHERT-FAVARGER et GALLAND (1948) ont défini quatre zones dans ce territoire:

1. Zone A ou orthotopique, comprenant le bras et sa proximité immédiate, qui donne après déviation, sans exception, des pattes simples.
2. Zone B ou hétérotopique limite, près de la crête, à la limite dorsale du territoire, qui donne également des pattes simples.

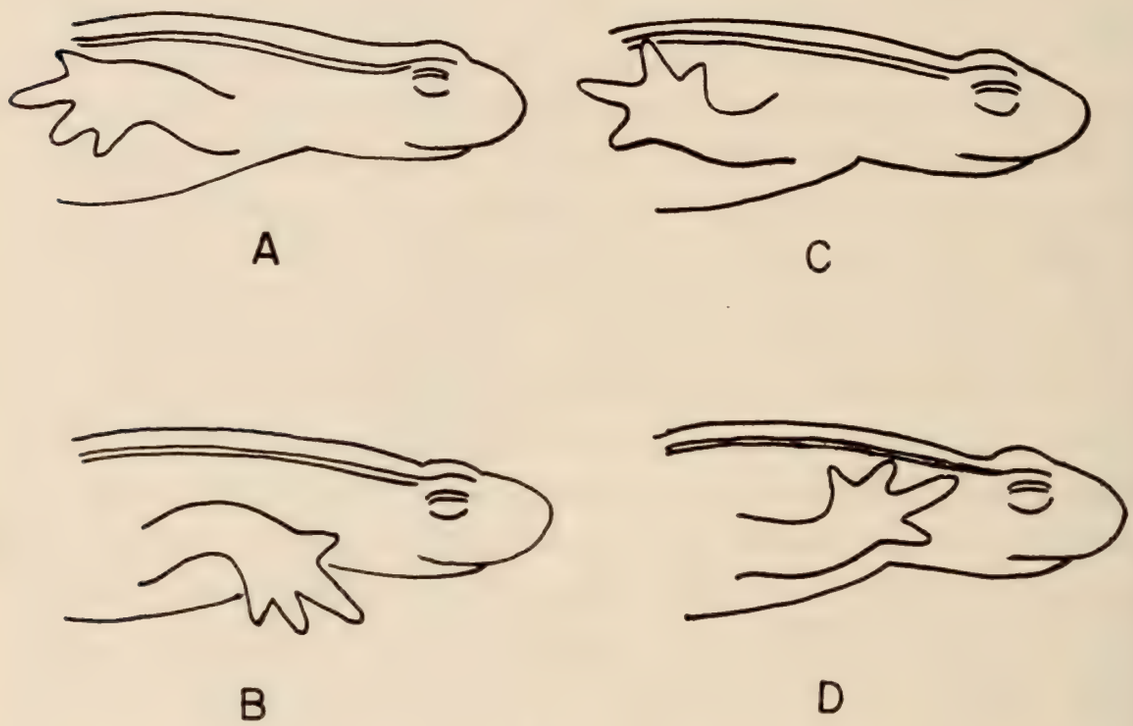

FIG. 1.

Schémas représentant, pour le côté droit, les quatre types fondamentaux de pattes. A, patte droite normale; B, patte gauche normale; C, patte droite invertie; D, patte gauche invertie.

3. Zone C ou hétérotopique dorsale, entre les zones A et B qui, après déviation, engendre des pattes duplicaturées.
4. Zone D ou hétérotopique ventrale, entre la patte et le ventre, qui régénère mal, ne donnant que très rarement des pattes complètes, mais simples.

Seules les zones A et C seront intéressantes pour notre étude.

Dans ce même travail, les auteurs ont analysé l'asymétrie et les axes des régénérats poussant dans ces différentes zones, après simple déviation et après déviation et retournement de 180° du territoire. Voici les principales positions que peut prendre la patte antérieure régénérée, lorsque le nerf est dévié:

a) *Dans la zone A.* Les pattes sont simples et conformes à la latéralité du corps; du côté droit, ce sont des pattes droites, normales, dirigées en arrière, le bord cubital dorsal, le bord radial et le pli du coude ventraux (fig. 1, A).

Après retournement de 180° de ce territoire A, les pattes néoformées deviennent des pattes gauches inverties, sur le côté droit, dirigées en avant. Le bord radial et le pli du coude sont dorsaux, tandis que le bord cubital est ventral. Les faces palmaires de ces membres sont toujours tournées du côté du corps (fig. 1, D).

b) *Dans la zone C.* Les pattes formées après déviation dans cette zone sont duplicaturées et c'est l'asymétrie du composant primaire qu'il faut considérer en premier lieu. Ces pattes primaires sont d'asymétrie inverse à la latéralité du corps: ce sont des pattes gauches à droite, dirigées en avant, le bord cubital dorsal, le bord radial et le pli du coude ventraux (fig. 1, B).

Après retournement de 180°, les pattes sont toujours duplicaturées et le composant primaire droit devient alors une patte droite invertie, dirigée en arrière, le bord cubital ventral et le bord radial dorsal (fig. 1, C).

Les formations secondaires de ces duplicatures sont des images en miroir de ces différentes positions, des pattes réverses, leurs faces palmaires tournées en dehors.

Les auteurs remarquent encore que si tout le territoire est capable de produire des pattes, il existe des différences quantitatives dans l'activité morphogénétique des différentes zones.

La zone orthotopique est celle où les pattes régénèrent le plus facilement et le plus rapidement, la régénération suivant l'axe étant la plus forte, tandis que, dans la zone hétérotopique C, les pattes formées sur déviation ont plus de peine à se développer et le font en tout cas plus lentement, d'où la conclusion que « si le territoire est isodyname sur le plan qualitatif, il a les caractéristiques d'un champ dont l'activité maximum correspond au point d'insertion du membre et l'activité minimum à sa limite dorsale ».

3. *Localisation de potentialités dans la peau d'un territoire.*

C'est à l'occasion de ses expériences sur les territoires de régénération chez le Lézard que, mettant à profit le fait que la patte antérieure du Lézard ne régénère pas, Guyénot (1928) greffa, à la

place de la peau du bras, un manchon de peau de queue; après guérison et soudure, la patte fut amputée à travers la région portant la peau greffée. Or, il s'est formé un bourgeon de régénération qui s'est accru, en prenant la forme d'une petite queue de 2 cm. Ce régénérat a été figuré dans le travail de Guyénot et Ponse (1930, planche 6).

L'apparition de ce régénérat sur une patte qui d'habitude n'en forme jamais, ne pouvait être rapportée qu'à la présence de la greffe de peau caudale. Guyénot concluait: « que c'est à partir du tissu conjonctif (derme) que se forme le blastème de régénération et que c'est dans ce tissu que résident les potentialités morphogènes ». L'expérience ne fut répétée que trois fois et donna le même résultat. Elle constituait en tout cas une indication sérieuse sur le rôle morphogène du tissu conjonctif dermique.

Il est bien évident que lors d'une régénération de patte chez le Triton, peuvent intervenir tous les tissus conjonctifs, ceux de la peau, des gaines vasculaires, des muscles. Les expériences que j'ai entreprises sur le conseil de M. Guyénot ont eu pour but de rechercher si le derme de la peau à lui seul pouvait définir la nature du régénérat ou, du moins, en préciser les axes et l'asymétrie.

Chapitre II

REMPLACEMENT DE LA PEAU DU BRAS PAR CELLE DE L'ÉPAULE (ZONE HÉTÉROTOPIQUE C)

1. *Position du problème.*

L'amputation d'un bras est normalement toujours suivie de la régénération d'une patte simple, qui exprime les potentialités propres à toute la zone A. Au contraire, la zone C engendre des pattes duplicaturées.

En remplaçant la peau du bras par de la peau prélevée au niveau de la zone C, cette transplantation pourra-t-elle modifier les potentialités en présence et permettre d'obtenir, par simple amputation dans le bras, des pattes plus ou moins duplicaturées ? Un tel résultat serait la preuve que les conditions de la duplicature sont présentes dans la peau transplantée.

Il est évident qu'un tel résultat ne saurait être la règle, car la très forte action exercée par les autres tissus normaux du membre tend à produire la régénération d'une patte simple normale.

2. *Technique.*

Les animaux qui ont servi à ces expériences étaient des Tritons *(Triturus cristatus)* adultes venant d'Italie.

Le Triton est endormi pour l'opération, soit avec de l'éther dilué dans l'eau à 4%, soit avec de la métacaïne (MS 222), gracieusement fournie par la maison Sandoz S.A., Bâle, diluée à 1/1000. Il est couché sur le ventre, la patte antérieure droite bien étendue vers l'opérateur. Par une première incision, on fend la peau du stylopode de haut en bas. Puis on sectionne transversalement le tégument à chaque extrémité de cette incision, ce qui permet de détacher la peau et de la gratter au scalpel pour l'enlever entièrement. On prépare alors un rectangle de peau de même grandeur dans la zone C et on le coud, soit avec du fil nylon n° 10/0, soit avec de la soie fine, à la place de la peau du bras enlevée, en respectant son orientation primitive. Pour ne pas laisser ouverte la plaie causée par l'ablation de la peau dans la zone C, on peut la remplacer par un morceau de peau de queue.

Après l'intervention, l'animal est mis dans un sac stérile à fond de coton hydrophile arrosé tous les deux jours pour maintenir l'humidité. Une semaine plus tard environ, quand la greffe a bien repris et que les plaies sont cicatrisées, les points de suture sont enlevés et trois jours après la patte est amputée dans le stylopode, à mi-distance entre les bords proximal et distal de la greffe. Quelques jours plus tard, le Triton est remis à l'eau, dans un cristallisoir où les animaux sont groupés par quatre ou cinq. Ils sont nourris de petits morceaux de rate de bœuf une fois par semaine.

Les Tritons sont examinés régulièrement et, lorsque la régénération commence, les bourgeons puis les pattes sont dessinés à la chambre claire pour suivre leur développement. Quand les pattes sont bien formées, elles sont coupées, fixées au formol 4% et éclaircies selon la méthode Spalteholz, employée par Juge (1940), afin d'étudier leur squelette. Après lavage, on met les pattes dans l'alcool à 70° pendant vingt-quatre heures, on enlève ensuite la peau et on les colore dans du vert de méthyle pendant une heure et quart.

Comme la coloration est trop intense, on différencie dans l'alcool à 70° (deux bains successifs, une demi et deux heures), puis on passe une heure dans les alcools 95° et 100° avant de colorer à l'alizarine pendant vingt et une heures environ. Les pattes restent ensuite deux heures dans l'alcool 100°, puis une demi-heure dans le toluol pour éclaircissement et sont conservées dans du salicylate de méthyle. Elles sont alors dessinées à la chambre claire. Cette méthode, qui colore les cartilages en vert et les os en rouge, permet de définir exactement la structure de la patte et de déterminer l'état et l'asymétrie des régénérats.

3. *Résultats et description de quelques cas.*

En fait, les résultats, observés dans 23 cas valables, ont été de deux catégories. Dans 8 animaux, il y a eu régénération d'une patte simple normale (35%); dans 6 cas, par contre, il y a eu production d'une patte duplicaturée (26%) ou, du moins, de débuts de duplicature.

Enfin, dans 9 cas, il n'y a eu néoformation que de pattes hypotypiques à un, deux ou trois doigts (39%).

Tr 123. Cet animal est opéré du côté droit le 13 septembre 1955 et amputé le 28. Dès le 31 octobre, un petit cône apparaît qui se transforme en palette à nombreuses ébauches de doigts juxtaposées et donne finalement une patte duplicaturée à sept doigts dans le courant de décembre. Cette formation qui est dessinée, prélevée et éclaircie, se compose d'une patte primaire à quatre doigts et d'une patte secondaire à trois doigts (fig. 2, A, B). La duplicature commence au niveau du carpe qui comprend douze os au lieu de sept; les cinq os supplémentaires sont simplement juxtaposés aux os carpiens primaires. La patte secondaire apparaît sur le bord cubital de la patte primaire; elle est formée de trois métacarpiens et de trois doigts à deux phalanges chacun: deux doigts sont allongés et soudés par leur peau jusqu'au niveau de la dernière phalange; le troisième doigt est court et un peu écarté. Il s'agit probablement d'une patte hypotypique comprenant les doigts III, II et I, le IV, cubital, étant absent. La patte primaire, elle, est tout à fait normale dans sa formation squelettique (fig. 2, C).

Tr 131. La peau de la zone C est greffée à la place de celle du stylopode le 24 septembre 1955. La patte est amputée à ce niveau

le 7 octobre. Le 24 apparaît sur la cicatrice une petite proéminence blanche qui grandit, se pigmente et forme un bourgeon grisâtre

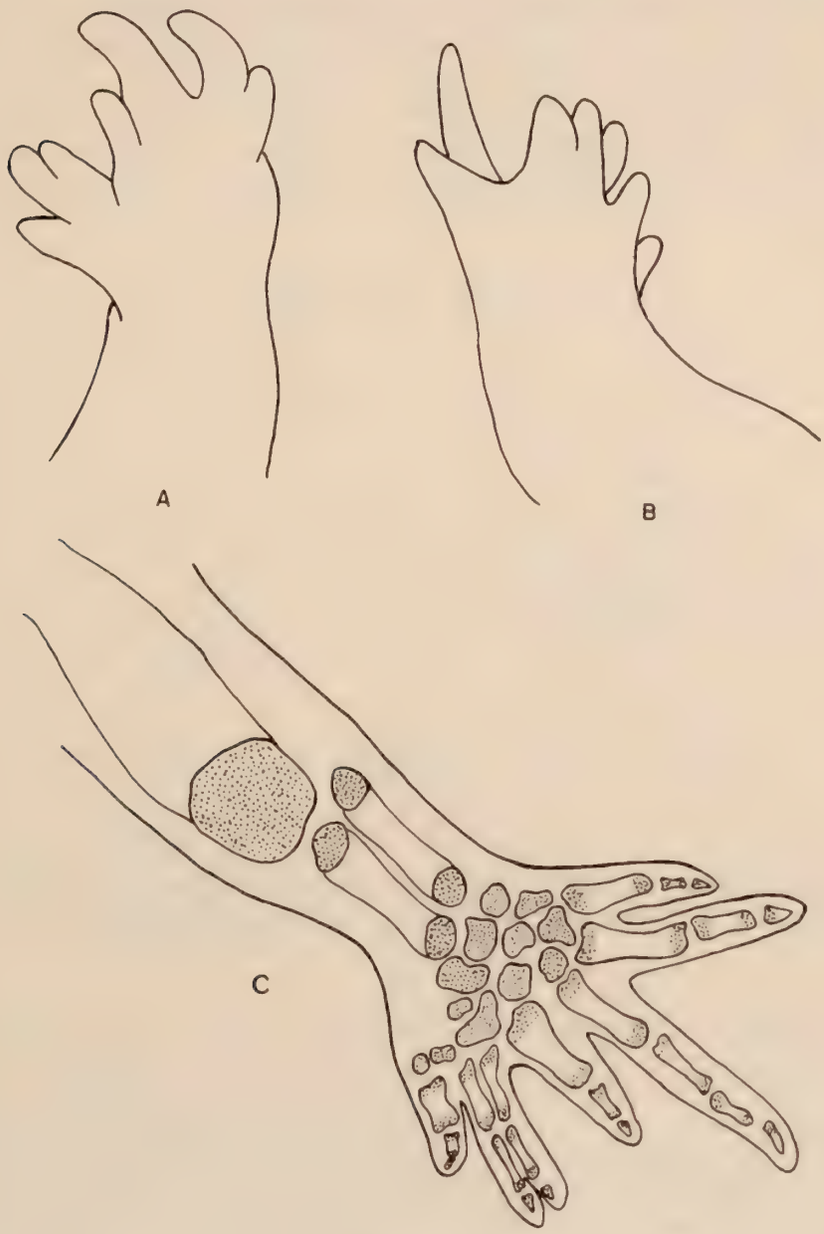

Fig. 2.

Dessins à la chambre claire de la patte droite du Triton 123: A, vue ventrale montrant que le composant secondaire est juxtaposé cubitalement au composant primaire; B, vue dorsale; C, dessin à la chambre claire du squelette montrant que la duplicature commence au niveau du carpe (Gross. × 12).

composé de deux parties, dont l'une est plus grande et plus allongée que l'autre. Le 17 décembre, le bourgeon est nettement divisé en deux et on peut parler de duplicature. Une semaine plus tard, le régénérat est au stade palette et sur chacune de ses parties, on

remarque l'ébauche de plusieurs doigts, deux et trois (fig. 3). Malheureusement l'animal meurt au début de janvier, avant que soit achevée la croissance de cette patte; le régénérat est trop jeune pour être éclairci par la méthode SPALTEHOLZ.

Tr 173. La peau de la zone C est greffée sur le stylopode droit le 17 février 1956 et la patte est amputée le 27. Une petite proéminence se forme déjà vers le milieu de mars, mais la pigmentation apparaît et le moignon se ferme. Il est ouvert le 10 avril, semble

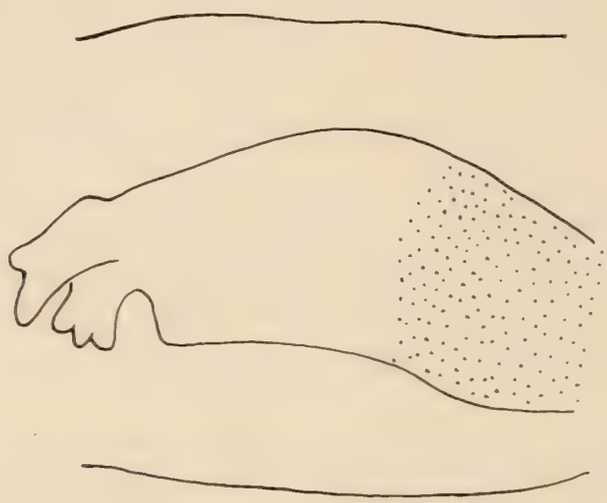

FIG. 3.
Dessin à la chambre claire du régénérat du Triton 131 montrant l'ébauche d'une duplicature : 2 et 3 doigts situés sur deux plans différents (Gross. × 12).

donner quelque chose, mais se referme. Il est de nouveau ouvert le 4 juin, donne à ce moment-là un très petit bourgeon pointu qui se pigmente à son tour. Ce bourgeon est dénudé, puis régresse; en septembre, on en est au même point qu'en février après l'amputation. Dans le courant d'octobre, un bourgeon se reforme, qui donne alors une palette, puis une petite patte hypotypique à trois doigts, dirigée vers le haut, presque 15 mois après l'opération (fig. 4, A). Malgré tous ces recoupements, il est toujours resté de la peau greffée. La patte éclaircie montre un très gros humérus, suivi d'un seul os zeugopodique très large. Le carpe est allongé, hypertypique, formé de huit os, tandis qu'il y a trois métacarpiens et trois doigts d'une phalange chacun (fig. 4, B).

Tr 176. La peau est greffée le 3 mars 1956 et la patte amputée le 14. La peau se cicatrise, mais ferme bientôt le moignon qui doit être ouvert sous anesthésie le 10 avril. Il se cicatrise une nouvelle

fois et ne laisse apparaître aucune régénération. Il est à nouveau ouvert le 9 mai et donne à ce moment-là un petit bourgeon qui croît en palette, mais est alors blessé par morsure. Il apparaît à sa place une formation allongée, qui est sectionnée. Malgré tous ces

Fig. 4.

A, dessin à la chambre claire de la patte hypotypique du Triton 173; B, le dessin du squelette révèle une très grosse tête d'humérus, un unique os zeugopodique, un carpe allongé et trois doigts à une phalange chacun (Gross. × 12).

recoupements, il reste encore de la peau greffée et au début d'octobre un petit cône repousse qui, enfin, sept mois après l'amputation, donne une palette puis une patte duplicaturée à six doigts dont deux sont situés sur un plan perpendiculaire aux quatre autres qui constituent la patte primaire (fig. 5, A, B). Cette formation éclaircie montre des os carpiens très allongés qui chevauchent, et en nombre insuffisant (six). Le dédoublement commence à ce niveau, mais les deux doigts supplémentaires sont hypotypiques, ne pré-

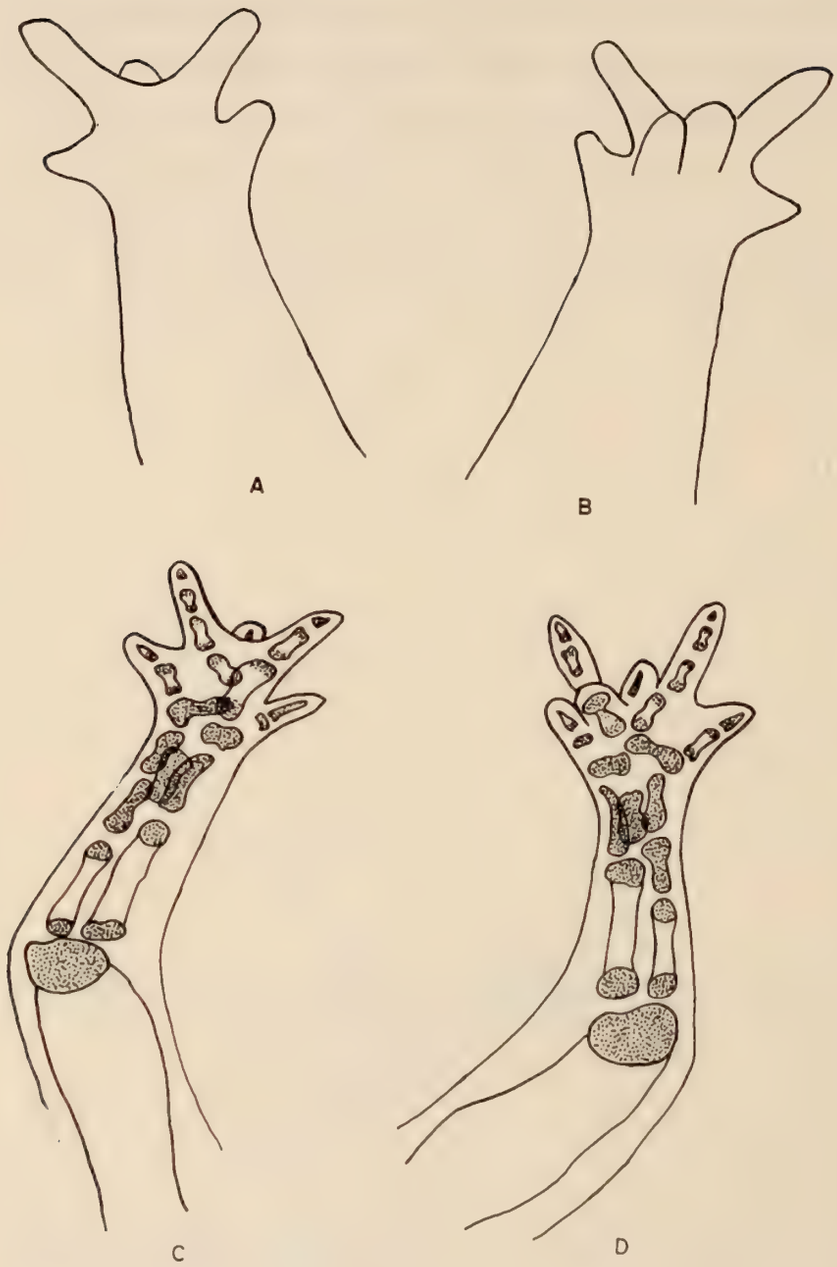

Fig. 5.

Dessins à la chambre claire de la patte duplicaturée du Triton 176; A, vue dorsale; B, vue ventrale; la duplicature se manifeste par 2 doigts situés sur le côté palmaire, perpendiculaires à ceux du composant primaire; C, vue dorsale; D, vue ventrale du squelette: les os carpiens sont très allongés et les deux doigts du composant secondaire ne possèdent qu'une phalange chacun (Gross. × 12).

sentant qu'un os chacun sans métacarpien. Les doigts primaires sont, d'ailleurs, aussi hypotypiques, deux à deux phalanges, un à trois et un à une phalange; un métacarpien est rudimentaire (fig. 5, C, D).

Fig. 6.

Dessin à la chambre claire de la palette du Triton 179 présentant un début de duplicature. Vue dorsale, un doigt est déjà très développé, trois ébauches apparaissent latéralement et une ventralement (Gross. × 12).

Fig. 7.

Photographie de la patte duplicaturée du Triton 188. Les deux composants sont l'image en miroir l'un de l'autre.

Tr 179. Cet animal est opéré le 12 mars 1956 et la patte amputée le 21. Après la cicatrisation, la peau greffée referme complètement le moignon et aucune régénération ne se présente. Le

moignon est ouvert sous anesthésie, la peau obstruante est enlevée de façon à permettre à un blastème de se former. Le 11 juin, une petite proéminence apparaît qui se pigmente bientôt et n'évolue

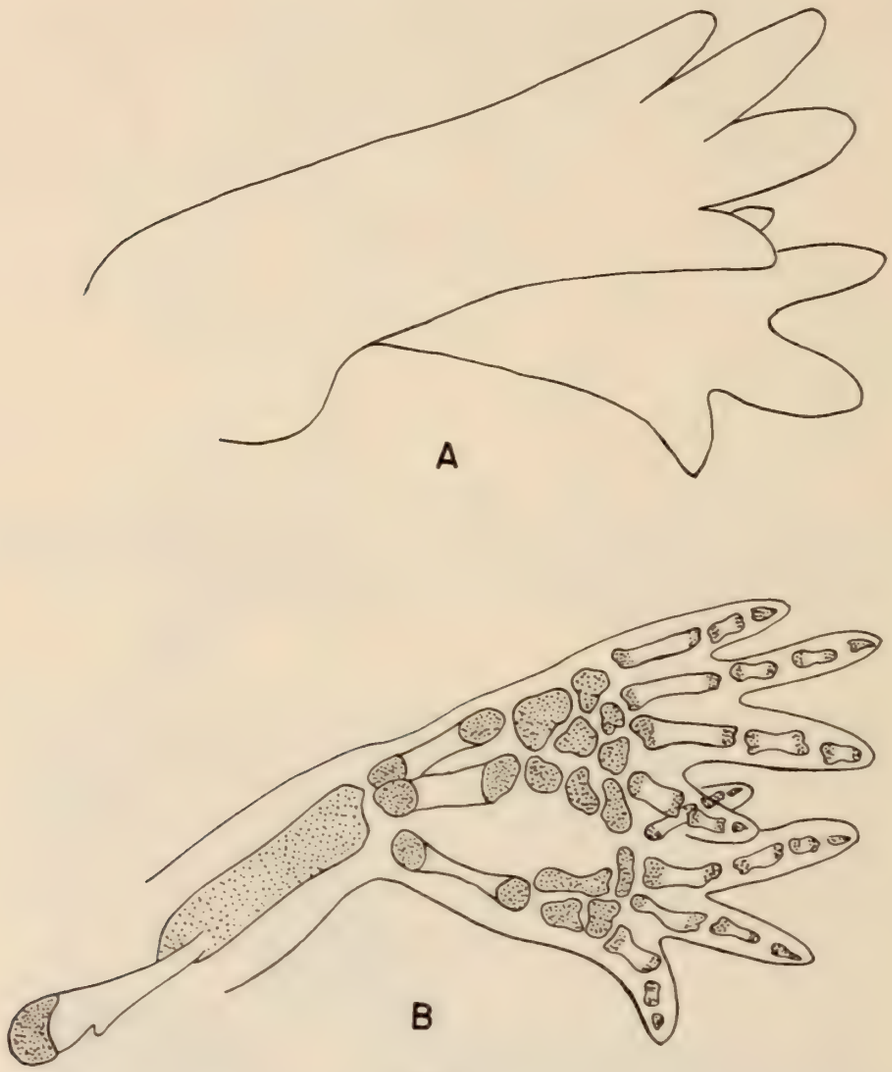

Fig. 8.

A, dessin à la chambre claire de la patte gauche duplicaturée du Triton 188, vue latéralement. La patte secondaire est l'image en miroir de la patte primaire, les deux faces palmaires sont l'une contre l'autre; B, dessin du squelette de cette duplicature qui se manifeste au niveau du zeugopode par un radius supplémentaire (Gross. × 12).

plus. Le 2 juillet, le moignon est à nouveau ouvert et cette fois un petit cône apparaît vers la fin du mois. Il grandit et forme au début de septembre une palette duplicaturée qui est malheureusement mordue par un autre animal et sera remplacée par une patte simple. Cette palette présentait les ébauches de cinq doigts dont une très développée et semblait orientée dans trois directions (fig. 6).

Tr 188. L'animal est opéré le 13 avril 1957 et la patte amputée dans le stylopode le 25. Rapidement la peau referme complètement le moignon qui est ouvert sous anesthésie le 23 mai et de nouveau le 11 juin. Au début de juillet, on constate l'apparition d'un petit cône très épais, donnant une palette double et en août une patte, qui présente une duplication typique: deux pattes normales à quatre doigts chacune; l'une est l'image en miroir de l'autre, les

Fig. 9.
Photographie de la patte duplicaturée du Triton 240; les deux doigts constituant le composant secondaire sont situées ventralement et cubitalement par rapport au composant primaire.

deux faces palmaires l'une contre l'autre (fig. 7 et 8, A). L'étude du squelette révèle que la duplicature commence au niveau du zeugopode formé de trois os dont un appartient au composant secondaire. L'autopode comprend douze os carpiens, huit pour la patte primaire et quatre pour la secondaire, et huit métacarpiens. Les phalanges sont tout à fait normales dans les deux composants (fig. 8, B).

Tr 240. L'animal est opéré le 15 septembre 1956 et la patte coupée le 26. Dès la fin d'octobre, un cône se forme et donne une palette à six doigts, dont deux supplémentaires sur le côté. Cette patte grandit, est dessinée, photographiée et fixée au formol le 21 mars 1957 (fig. 9 et 10, A). La duplication est constituée par deux doigts supplémentaires à trois phalanges chacun, situés ven-

tralement et cubitalement par rapport à la patte primaire. Le dédoublement s'effectue dans l'autopode où trois os carpiens supplémentaires chevauchent les os normaux. Deux métacarpiens

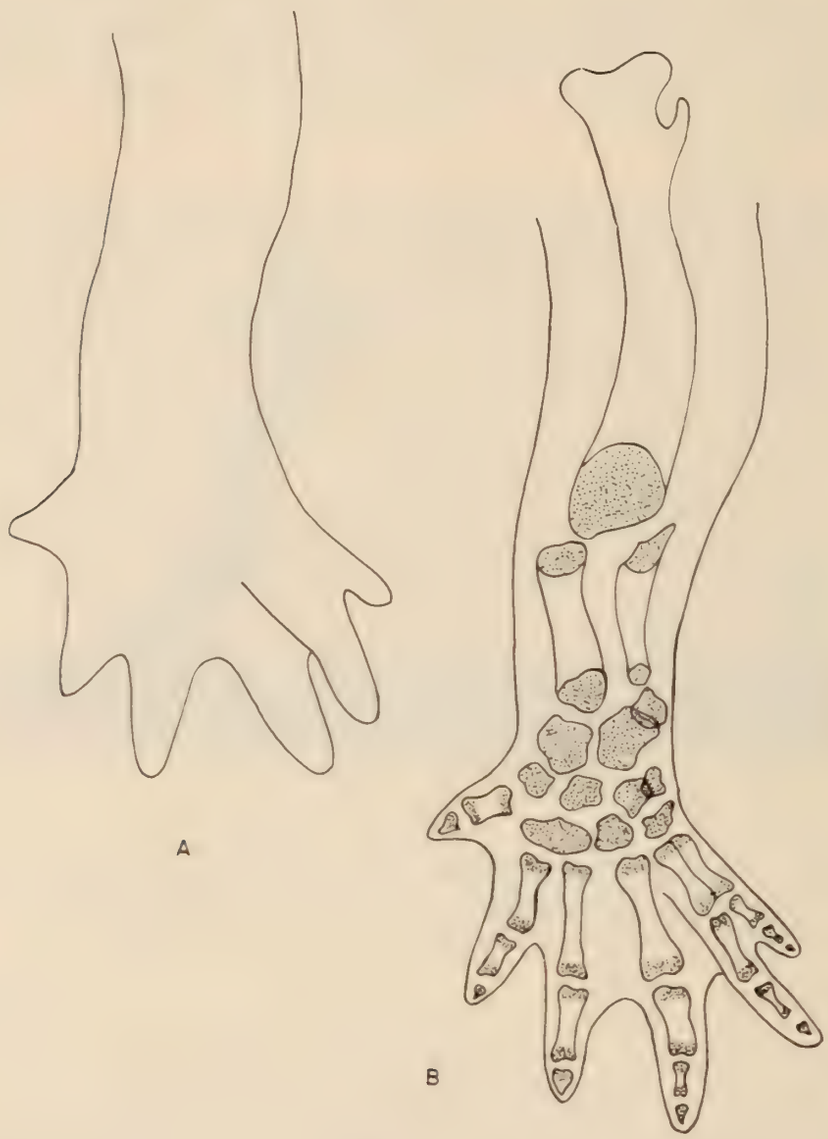

Fig. 10.

A, vue ventrale de la patte duplicaturée du Triton 240. Les deux doigts composant la duplicature sont situés sur la face palmaire et du côté cubital; B, dessin du squelette montrant que les os carpiens secondaires chevauchent ceux du carpe primaire (Gross. × 12).

soutiennent ces deux doigts en surnombre. La patte primaire ne possède pas des doigts normaux: le premier n'a qu'une seule phalange, le deuxième en a deux, le troisième deux également et le quatrième trois. Cette patte ne possède pas un pli du coude bien marqué, mais est probablement une patte droite normale (fig. 10, B).

4. *Résumé.*

Conformément à l'interprétation que j'ai présentée au début de ce chapitre, il y a eu des pattes simples régénérées, mais aussi des pattes duplicaturées. Si on laisse de côté les pattes hypotypiques dont on ne saurait rien dire en ce qui concerne la duplicature, il y a eu huit cas de pattes simples normales pour six cas de pattes ayant présenté au moins un début de duplicature.

Cette fréquence de pattes duplicaturées ne s'observe jamais après les simples amputations du membre. Elle ne peut être attribuée qu'à l'influence exercée par la peau de zone C transplantée. Le résultat est d'autant plus remarquable que le reste des tissus du membre ne peut tendre qu'à conditionner une régénération normale.

La formation des pattes hypotypiques peut s'expliquer par le fait suivant: la peau de la zone C est très épaisse et déborde puis recouvre facilement la surface d'amputation, empêchant ainsi l'établissement d'un blastème normal. Guyénot (1927*b*) a pu établir une relation entre la masse du blastème et la morphologie du régénérat. Si la surface de sortie (réelle) est plus petite que la surface de détermination qui correspond à l'aire de la section théorique, on obtiendra une morphologie incomplète. C'est ce qui se passe dans ces cas de pattes hypotypiques où la peau greffée réduit la surface de sortie.

5. *Expériences témoins.*

Pour m'assurer que la duplicature n'était pas une simple conséquence du traumatisme réalisé par l'ablation de la peau et son remplacement par la peau greffée, j'ai fait deux sortes d'expériences de contrôle.

a) *Peau du bras enlevée et remise en place.*

La technique est exactement la même que pour la série précédente. Une fois la peau du bras enlevée, elle est recousue immédiatement à la même place et dans la même orientation qu'à l'origine. Après dix jours environ, lorsque la greffe a bien repris, la patte est amputée au milieu de cette greffe, dans le stylopode. Au bout d'un mois, un petit bourgeon se forme, qui s'accroît et donne une palette, puis une patte simple, tout à fait normale, à quatre doigts.

Dix animaux ont été opérés dans cette série, et tous les dix ont régénéré des pattes simples, comme s'il y avait eu simple amputation. Aucune duplicature n'est apparue. Celle-ci n'est donc pas due aux changements mécaniques provoqués par l'opération.

b) *Peau neutre, du flanc, greffée à la place de la peau du bras.*

Si les duplicatures apparues dans les expériences précédentes sont dues vraiment à la peau de la zone C greffée, lorsque cette peau est remplacée par celle d'un territoire neutre et inactif, seules les potentialités de la patte qui reçoit la greffe s'exprimeront et, dans ce cas, on n'obtiendra que des pattes simples. Pour vérifier cette hypothèse, j'ai réalisé une seconde série de témoins:

La technique de cette opération est toujours la même: à la place de la peau du stylopode enlevée, on coud un morceau de peau pris dans le flanc de l'animal. Mais dans ce cas, on se trouve en présence des mêmes difficultés techniques que dans le cas de greffe de zone C: l'épaisseur de la peau du flanc vient recouvrir, puis boucher complètement la surface de sortie et empêche le blastème de se former. Il faut rouvrir une, deux et même trois fois le moignon avant d'obtenir la formation d'un petit cône. Voici un exemple:

Tr 193. L'animal est opéré le 17 avril 1956 des deux côtés et le 30, les deux pattes sont amputées au niveau du stylopode. Vers le 20 mai, les extrémités des moignons commencent à se pigmenter et le 6 juin, ils sont ouverts sous anesthésie. Ils se cicatrisent et ont l'air de donner par la suite deux petits cônes, lorsque la pigmentation réapparaît. Ces moignons sont de nouveau ouverts le 3 juillet et depuis ce moment-là vont évoluer différemment des deux côtés. A partir du milieu de juillet, un petit bourgeon fait son apparition du côté droit, tandis que la peau se referme à gauche. Au début de septembre, la patte droite est tout à fait bien formée, c'est une patte simple normale (fig. 11, A); le moignon gauche, lui, est toujours pigmenté. Il est ouvert le 5 septembre, se referme rapidement et la peau est dégagée pour la quatrième fois le 8 octobre. Ce n'est que vers la fin de novembre, sept mois après l'amputation, qu'un petit cône se forme, qui grandit et donne en janvier une patte simple normale, comme le côté droit, mais moins développée (fig. 11, B).

Quatorze pattes ont été régénérées dans cette série: onze pattes simples normales, dues à la régénération du territoire patte en place,

deux pattes hypotypiques (trois doigts) dues à l'étranglement du blastème, et une chimère patte-crête, due vraisemblablement au fait que la peau du flanc avait été prise trop haut et comprenait une partie du territoire crête.

Fig. 11.

Dessins à la chambre claire des pattes régénérées du Triton 193; après greffe de peau de flanc sur le stylopode. Vues dorsales: A, patte droite; B, patte gauche. Ces deux pattes sont des pattes antérieures simples et normales (Gross. × 12).

6. *Conclusions.*

1. Le traumatisme réalisé par une transplantation de peau sur le bras n'a provoqué l'apparition d'aucune duplicature.

Le résultat a été observé dans dix cas sur dix, après greffe de la peau du bras qui venait d'être enlevée.

Il a été retrouvé dans onze cas après remplacement de la peau du bras par de la peau du flanc. Il y a eu, en outre, deux pattes hypotypiques et une chimère patte-crête, mais ce sont encore des pattes simples.

2. L'apparition de six pattes duplicaturées, contre huit pattes simples complètes, après greffe sur le bras de peau prélevée dans la zone C, ne semble pouvoir s'expliquer que par l'action de potentialités intrinsèques du greffon, dans la mesure où celles-ci peuvent contrebalancer celles des tissus du membre appartenant à la zone A.

3. Les faits sont en faveur de l'hypothèse qui place dans la peau (sans doute dans son tissu conjonctif dermique), des facteurs mophogénétiques.

Chapitre III

GREFFE CROISÉE DE PEAU DE BRAS GAUCHE SUR BRAS DROIT ET RÉCIPROQUEMENT

1. *Position du problème.*

Après avoir analysé les résultats de leurs expériences et de celles de Harrison et Swett sur les transplantations d'ébauches de pattes, Guyénot, Dinichert-Favarger et Galland (1948) en concluent que la zone C, appelée hétérotopique, est déterminée du côté droit, en tant que productrice de patte gauche et que la duplicature, dans ces transplantations d'ébauches de pattes, résulterait d'un désaccord entre la latéralité du transplant et celle du lieu d'implantation dans le territoire de la patte.

Mais quand il s'agit d'une simple déviation d'un tronc nerveux, qu'il n'y a pas de transplantation, la cause de la duplicature est à rechercher dans la constitution intime de cette zone C. « La production d'une patte primaire harmonique ne « satisfait » pas à la détermination latérale de cette zone et entraîne une duplicature. »

Les auteurs essaient d'expliquer cette apparition de duplicature par une juxtaposition d'éléments à latéralité droite et gauche qui provoquerait la formation de deux centres de différenciation entre lesquels s'établiraient des relations d'interdépendance produisant deux composants symétriques l'un de l'autre.

Ce conflit de latéralités devrait donc aussi exister lors de transplantations de peaux de latéralité différente, si la peau peut, à elle seule, définir la morphologie du régénérat.

Dans le but de vérifier cette hypothèse, j'ai effectué une nouvelle série d'expériences.

La technique est sensiblement la même que pour la série précédente. Une fois que la peau du stylopode droit est enlevée, on la conserve dans une gaze stérile imbibée de NaCl 4/1000 pour empêcher sa dessication, pendant qu'on prépare le bras gauche et qu'on coud la peau du bras gauche sur le droit. Puis on reprend la peau droite préparée et on la coud sur le bras gauche. Dix jours après,

Fig. 12.
Dessin à la chambre claire montrant la patte gauche duplicaturée du Triton 166, vue dorsalement: 4 et 3 ébauches de doigts juxtaposées (Gross. × 12).

lorsque les greffes ont bien repris, on ampute les deux pattes au milieu des greffes, dans le stylopode. Les greffes ont toujours été placées dans la même orientation qu'à l'origine, sans inversion des axes.

2. *Résultats et analyse de quelques cas.*

Il y a eu, ici encore, deux sortes de résultats sur les trente cas observés. Il y a eu formation, d'une part, de vingt-quatre pattes simples (80%) et, d'autre part, de cinq pattes duplicaturées (17%).

Sur les vingt-quatre pattes simples, seize sont des pattes d'asymétrie normale (66%) et huit des pattes de latéralité inverse (33%).

Enfin, il ne s'est présenté qu'un seul cas de patte hypotypique à trois doigts.

Tr 166. La peau du stylopode droit est greffée à la place de celle de gauche le 3 février 1956 et la patte est amputée le 17. Un bourgeon se forme dès le début de mars et le 9 avril, on peut dis-

tinguer une palette avec les ébauches de sept doigts, quatre et trois situés des deux côtés d'un axe médian (fig. 12). Malheureusement cette formation duplicaturée se résorbe complètement avant d'avoir

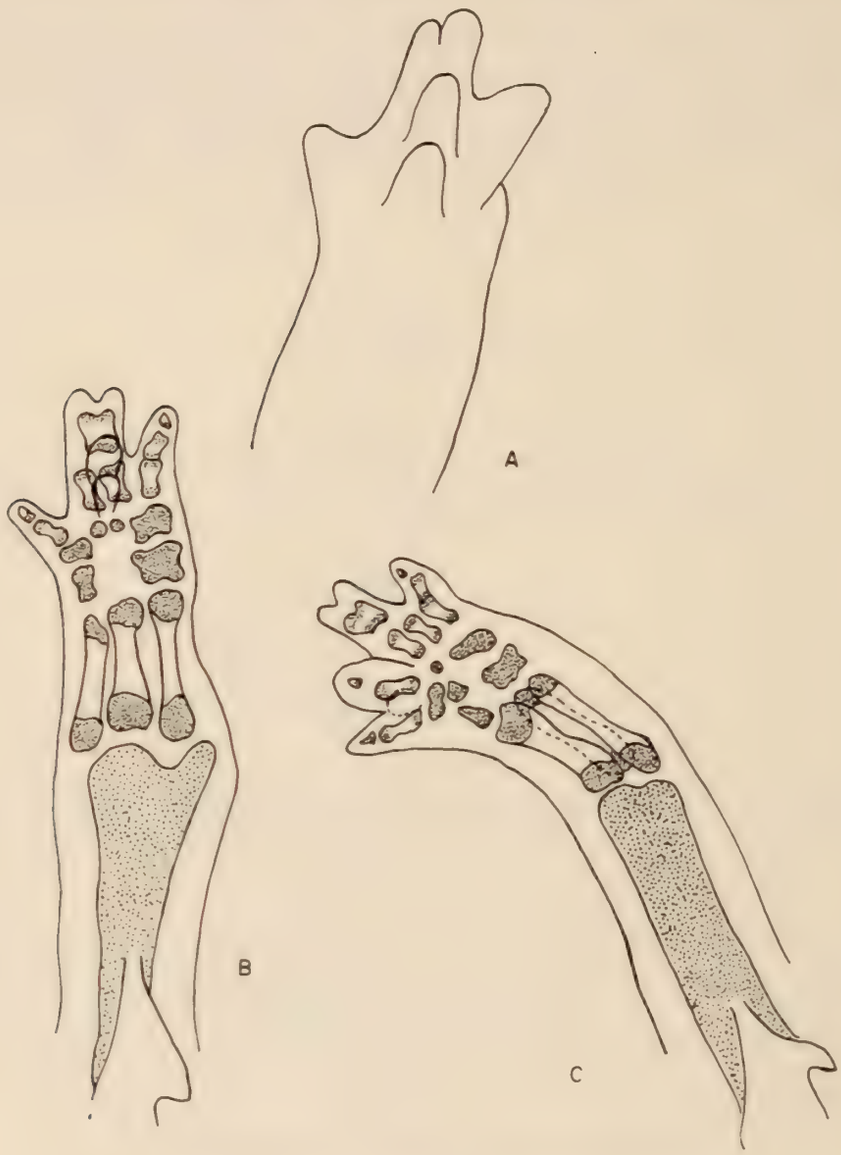

Fig. 13.

Dessins à la chambre claire de la patte gauche duplicaturée du Triton 167; A, vue ventrale montrant les deux doigts du composant secondaire perpendiculaires à ceux du composant primaire; B, vue ventrale et C, profil du squelette montrant les pièces squelettiques du composant secondaire (Gross. × 12).

achevé sa croissance; le 16 avril, il n'en reste plus qu'une cicatrice d'où sortira une patte normale.

Tr 167. L'opération a lieu le 7 février 1956 et la patte est amputée le 17. Lors de cette amputation, la suture de la peau s'ouvre, mais elle se cicatrise rapidement et dès le début d'avril,

un bourgeon allongé apparaît. Il se transforme en palette qui présente six doigts répartis sur deux plans perpendiculaires l'un à l'autre, quatre et deux (fig. 13, A). La patte reste petite et, après éclaircissement, on remarque que son zeugopode est formé de trois os, tandis que l'autopode est hypotypique; le carpe est formé de neuf os dont trois pour le composant secondaire; les six doigts possèdent un métacarpien, mais seulement une phalange, excepté le quatrième qui en a deux, dont une est soudée au métacarpien; il n'y a qu'une seule phalange double pour les doigts II et III (fig. 13, B, C).

Fig. 14.

Dessin à la chambre claire de la palette duplicaturée du Triton 203 montrant les ébauches de nombreux doigts qui apparaissent sur plusieurs plans (Gross. × 12).

Tr 203. L'animal est opéré le 1er mai 1956 et la patte est amputée le 14. Dès le 11 juin, un petit cône apparaît. Trois semaines plus tard, il présente un aspect massif avec ébauches de nombreux doigts indiquant une duplicature. Ces doigts sont dirigés dans tous les sens et ne permettent pas de définir cette duplicature (fig. 14). L'animal meurt le 12 juillet avant que cette formation ait achevé son développement. L'étude du squelette n'est pas possible, car les cartilages ne sont qu'au début de leur formation.

Tr 204 dr. L'animal est opéré le 4 mai 1956 et la patte amputée le 17. Un cône apparaît dès la fin de juin et évolue en une palette duplicaturée qui va donner une patte à sept doigts, quatre et trois juxtaposés sur le même plan (fig. 15, A et 16). La patte primaire est une patte normale tant au point de vue morphologique qu'anatomique. L'autopode secondaire, hypotypique, présente deux os carpiens, trois métacarpiens et trois doigts dont un à deux phalanges et deux à une phalange. Ce composant est situé sur le même plan que le composant primaire, du côté radial de ce dernier, sa face palmaire tournée dans le même sens (fig. 15, B).

Tr 204 g. C'est le même animal que le 204 dr, sur lequel j'ai fait l'échange de la peau des stylopodes droit et gauche, le 4 mai 1956. La patte gauche est aussi amputée le 17 et il se développe dès la fin de juin, un cône, puis une palette qui tout d'abord semble

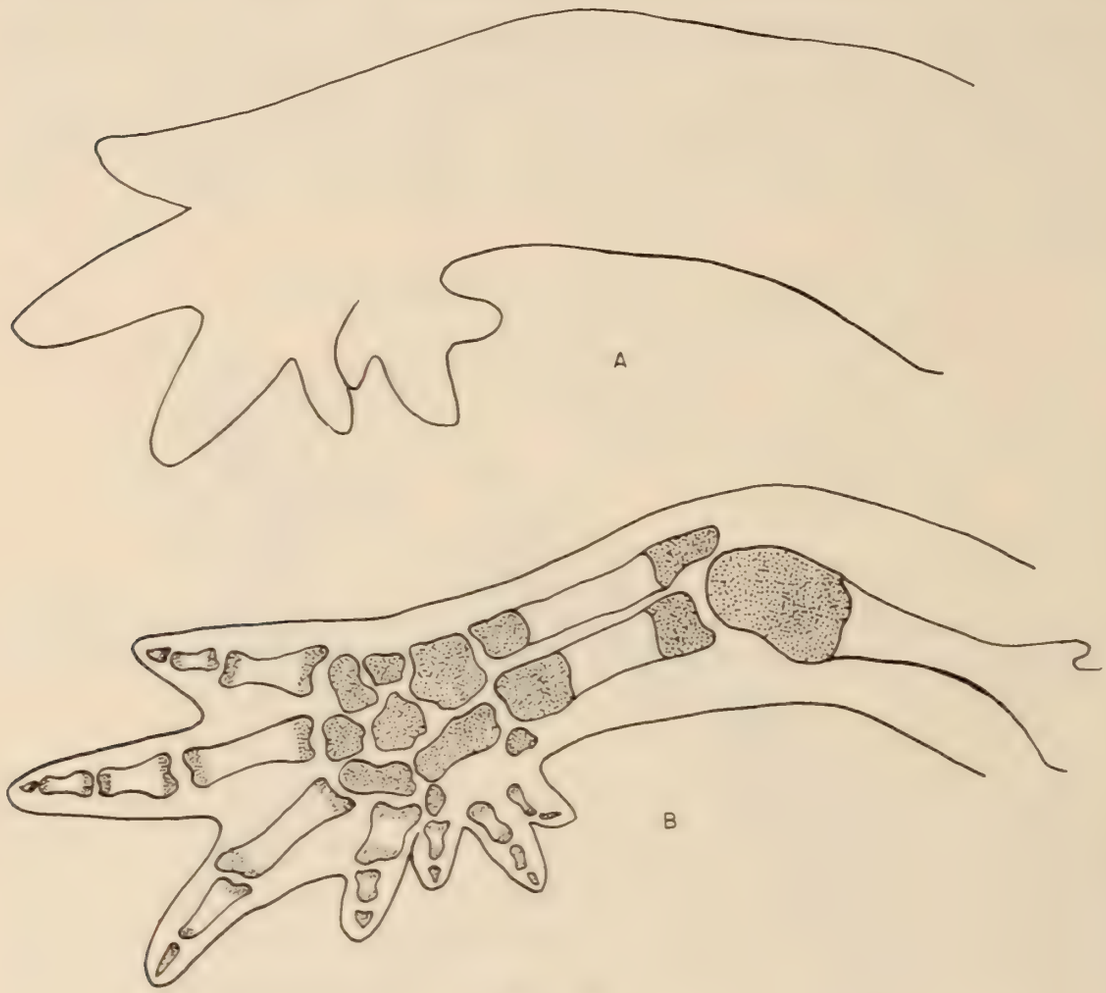

Fig. 15.

Dessin à la chambre claire de la patte droite du Triton 204, montrant une duplicature dont le composant secondaire, formé de trois doigts, est situé sur le bord radial du composant primaire; B, le dessin du squelette montre que le carpe secondaire est constitué de deux os seulement (Gross. × 12).

être simple. Elle se transforme en une patte qui présente un quatrième doigt double, puis un quatrième prime lui faisant face du côté palmaire (fig. 16, B et 17, A et B). L'étude squelettique révèle un quatrième doigt formé d'un métacarpien très large, double, suivi de deux fois deux phalanges situées les unes à côté des autres. Sur le côté ventral de cette patte, au niveau du carpe, se trouvent quatre os carpiens supplémentaires, trois petits et un grand, prolongés par un doigt avec un métacarpien et une phalange. Le carpe

de la patte comprend huit os, et les doigts, à part le quatrième, sont normaux (fig. 17, C et D).

Fig. 16.
Photographies du Triton 204 : A (en haut), vue latérale montrant la patte droite duplicaturée ; B (en bas), vue ventrale montrant les deux pattes duplicaturées.

Tr 207. Les peaux des stylopodes droit et gauche sont échangées le 8 mai 1956 et les pattes amputées le 22. Six semaines plus tard, soit au début de juillet, de petits cônes apparaissent, qui grandissent en palettes, puis en pattes paraissant simples. L'orientation n'est guère définissable avant le stade où l'on peut distinguer le côté palmaire et le côté d'extension de la main, car les deux pattes poussent vers l'extérieur et non nettement en avant ou en arrière.

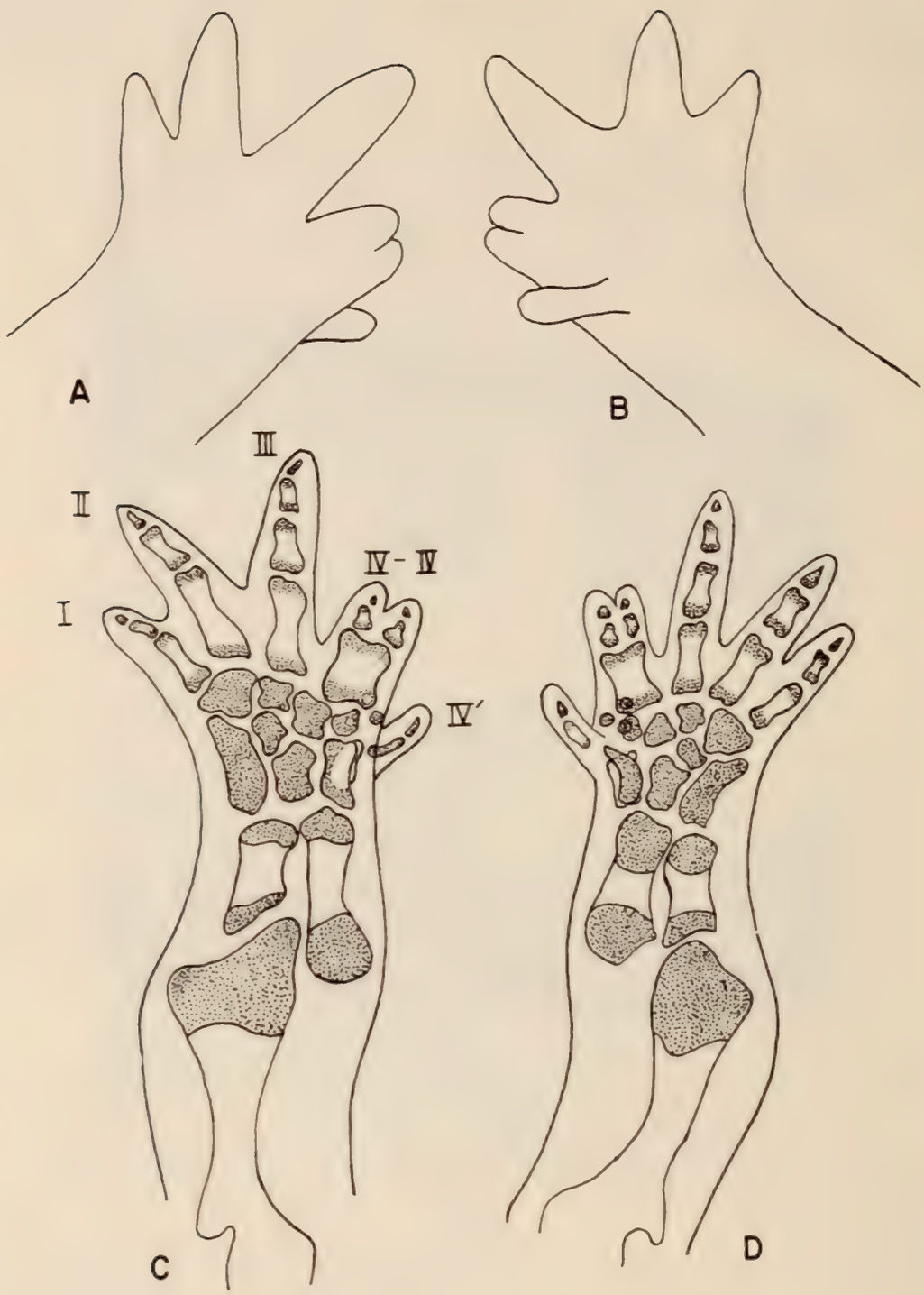

Fig. 17.

Dessins à la chambre claire de la patte gauche du Triton 204; A, vue dorsale; B, vue ventrale montrant le doigt IV doublé et le doigt IV′ sur la face palmaire; C et D, vues dorsale et ventrale montrant les os carpiens supplémentaires, un métacarpien et la phalange constituant le doigt IV′ (Gross. × 12).

Ce n'est que lorsqu'elles sont bien formées, qu'on s'aperçoit que ce ne sont pas des pattes normales, mais qu'elles sont dirigées en avant et que ce sont en réalité des pattes gauche à droite et droite à gauche,

les bords radiaux et les plis des coudes étant ventraux (fig. 18, A et B).

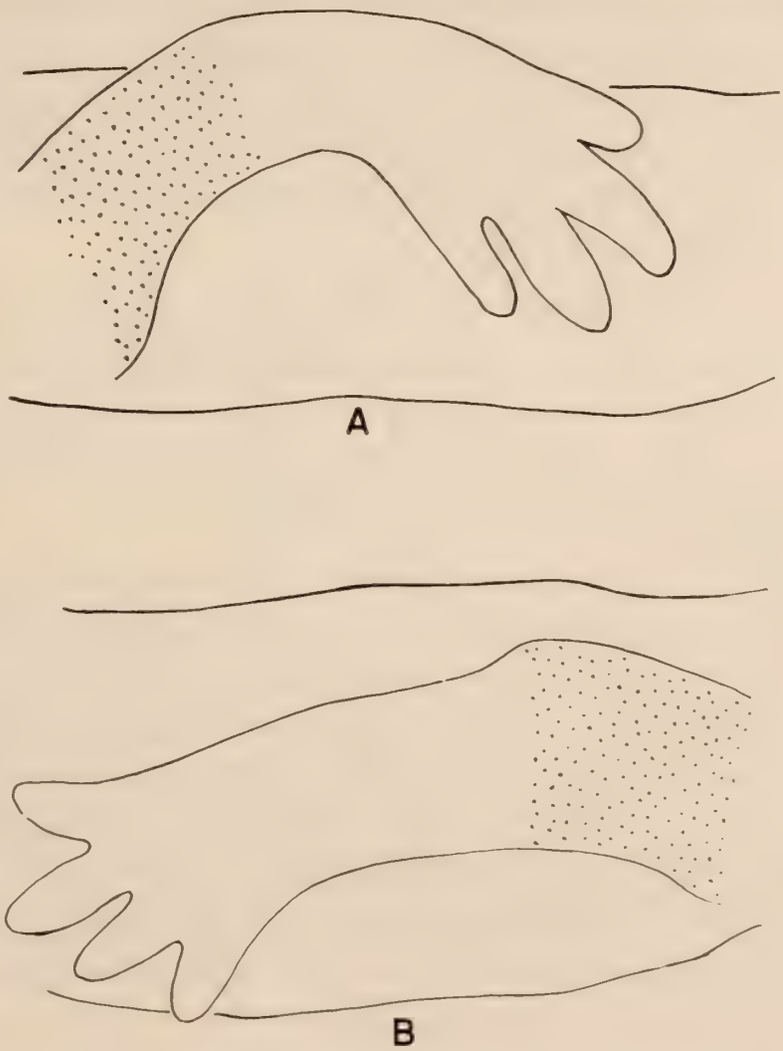

Fig. 18.

Dessins à la chambre claire des pattes antérieures du Triton 207. A, patte gauche sur le côté droit, le bord cubital dorsal, le pli du coude ventral; B, patte droite sur le côté gauche, le bord cubital dorsal et le pli du coude ventral (Gross. × 12).

3. *Conclusions.*

Sur trente-deux expériences où la peau d'un bras a été remplacée par celle du bras de l'autre côté, il a été observé:

a) vingt-quatre pattes simples, bien développées et une patte hypotypique à trois doigts;

b) sur ces vingt-quatre pattes simples, seize ont une asymétrie normale: ce sont des pattes droites du côté droit et des pattes gauches du côté gauche. L'influence des parties internes du

membre amputé est prépondérante et domine l'action que pourrait exercer la peau de latéralité opposée. Les pattes sont dirigées en arrière, le pli du coude ventral, le bord cubital dorsal.

Par contre, huit pattes sont simples, mais de latéralité inverse: pattes gauches à droite et droites à gauche (dirigées en avant, le pli du coude ventral, le bord cubital dorsal). Le résultat est conforme à la latéralité de la peau greffée qui a eu ici une influence prépondérante;

c) il y a eu, d'autre part, cinq cas de pattes duplicaturées, dont la présence ne semble pouvoir s'expliquer que par un conflit entre les potentialités des parties internes qui tendent à produire une patte normale et celles de la peau greffée qui tendent à déterminer une patte de latéralité inverse.

En définitive, on peut observer, soit la prédominance des parties internes du moignon (patte normale), soit la prévalence de la peau greffée (patte de latéralité inverse), soit enfin, un conflit entre les deux parties, aboutissant à la réalisation de duplicatures.

Notons encore la formation d'une seule patte hypotypique, due d'ailleurs à une seconde poussée régénérative, la première ayant régressé au stade palette. Dans cette série de greffes, la surface d'amputation n'a jamais été obstruée par la peau, car la peau du bras est beaucoup plus mince que celle de l'épaule; de ce fait la greffe n'a pas tendance à recouvrir la surface d'une couche épaisse empêchant la formation d'un blastème normal. Dans aucun de ces cas, je n'ai eu à dénuder le moignon et la régénération a été beaucoup plus rapide.

Chapitre IV

RÉGÉNÉRATION AXIALE APRÈS RETOURNEMENT DE 180° DE LA PEAU SEULE DE LA ZONE A

1. *Position du problème.*

Dans leur mémoire sur le territoire de la patte antérieure du Triton, Guyénot et ses collaborateurs ont effectué le retournement de 180° de la zone orthotopique. Ils découpent autour du membre un ovale ou un rectangle, sectionnent la peau, les muscles, la cein-

ture, ne laissant, pour rattacher le territoire au corps, que le paquet vasculo-nerveux. Les points de suture le maintiennent dans sa nouvelle orientation et la patte est sectionnée au ras de l'épaule généralement après ablation de l'humérus.

Les axes du territoire étant déterminés, l'inversion de l'axe antéro-postérieur fait pousser une patte dirigée, non pas en arrière, mais en avant, c'est-à-dire sur le côté droit, une patte gauche. De

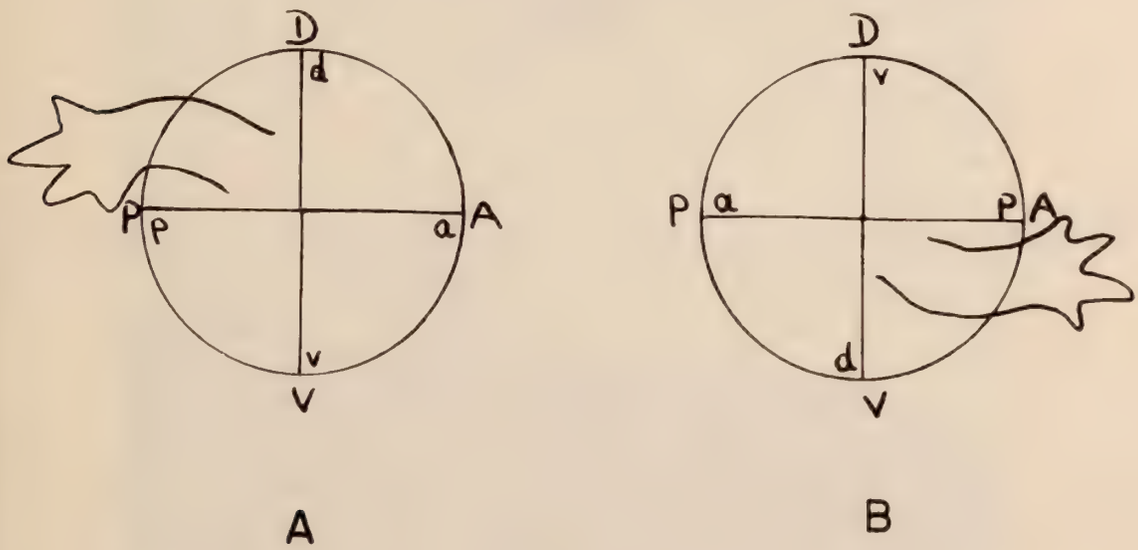

Fig. 19.

Figures schématiques montrant deux types de pattes et leurs rapports avec les axes AP et DV. A, patte droite normale (dd, aa) en territoire normal; B, patte gauche invertie (dv, ap) en territoire retourné de 180°.

plus, l'inversion de l'axe dorso-ventral a pour conséquence que le bord radial (doigt I et pli de flexion du coude) devient dorsal, tandis que le bord cubital devient ventral. En position de repos, l'ordre des doigts n'est plus IV, III, II, I, mais I, II, III, IV. En définitive, le retournement du territoire donne une patte gauche invertie sur le côté droit (fig. 19, A et B).

Je me suis demandé si le retournement de 180° de la peau seule, supposée contenir des facteurs morphogènes, produirait un semblable résultat.

L'animal est couché sur le flanc, la peau est incisée en forme de rectangle autour de la naissance du bras, puis le bras est coupé au ras de l'épaule et la tête de l'humérus est désarticulée et enlevée. La peau est alors décollée des muscles sous-jacents et retournée de 180° puis cousue dans cette position. Il reste au milieu un petit orifice qui permettra au bourgeon de sortir.

Fig. 20.

Photographies du Triton 302 montrant une patte gauche invertie régénérée sur le côté droit; elle est dirigée en avant et l'ordre des doigts est inversé (I, II, III, IV).

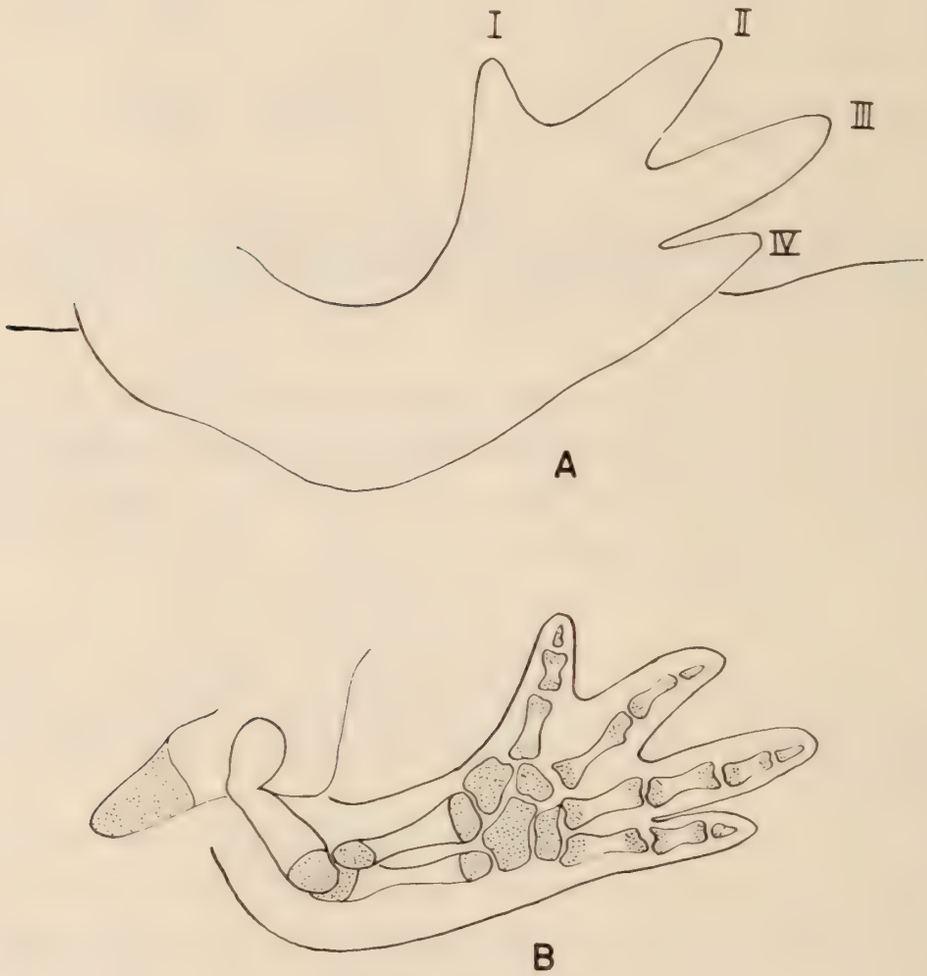

Fig. 21.

A, dessin à la chambre claire de la patte gauche invertie régénérée du côté droit du Triton 302 (dirigée en avant, pli du coude dorsal); B, dessin du squelette montrant le radius dorsal et le cubitus ventral (Gross. × 12).

2. *Résultats et description de quelques cas.*

Les résultats sont de quatre types:

a) pattes simples normales (9 cas);
b) pattes de latéralité inverse et, de plus, inverties (12 cas);
c) pattes duplicaturées (2 cas);
d) il y eut, en outre, des pattes hypotypiques ou incomplètes (5 cas) et un bourgeon qui se pigmenta sans évoluer.

Fig. 22.
Photographie prise ventralement du Triton 303, montrant la patte droite duplicaturée composée d'une patte primaire à quatre doigts et d'une patte secondaire à trois doigts.

Tr 302. L'animal est opéré le 15 avril 1958 des deux côtés. Le 20 mai, on ouvre la peau au milieu de la greffe du côté droit, car l'orifice est complètement obstrué. Dès le début de juin, un cône apparaît du côté gauche tandis que ce n'est que vers la fin du mois qu'il en apparaît un à droite. Tout de suite s'établit une différence entre les deux: celui de gauche est dirigé normalement en arrière et celui de droite se dirige vers l'avant. Les cônes grandissent, gardant toujours la même direction, se transformant en palettes puis en pattes simples à quatre doigts chacune. Tandis que du côté gauche, on a une patte gauche tout à fait normale, du côté droit, cette patte est dirigée en avant, le pli du coude est dorsal, le bord

radial dorsal et le bord cubital ventral (fig. 20 et 21, A); c'est donc une patte de latéralité inverse, gauche invertie, résultant du retournement de la peau de 180° (fig. 21, B).

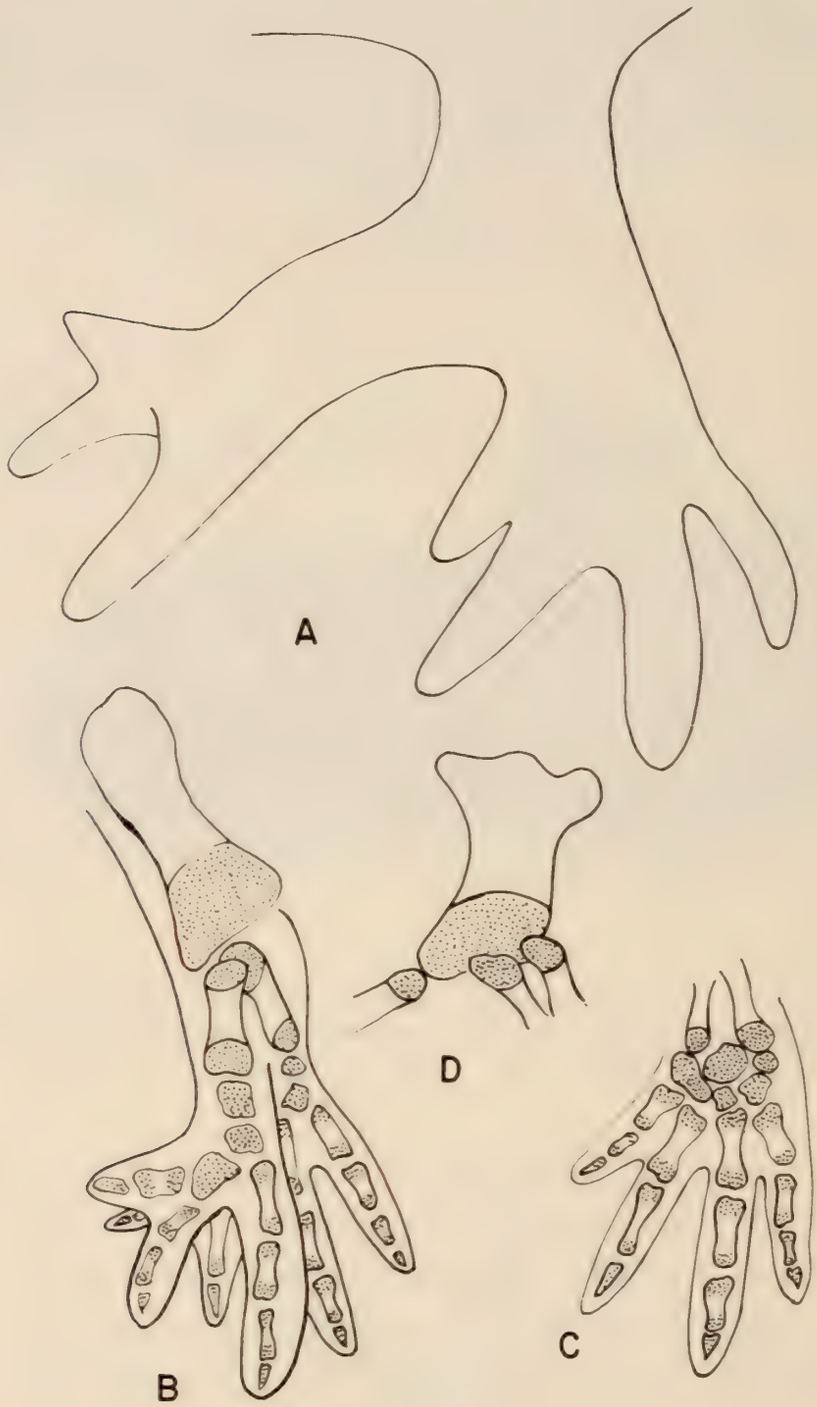

Fig. 23.

A, dessin à la chambre claire de la patte duplicaturée du Triton 303; vue dorsale montrant le composant secondaire formé de trois doigts; B et C, dessins montrant la disposition squelettique du composant secondaire (B) et primaire (C); D, croquis de profil montrant l'insertion des os zeugopodiques sur l'humérus (deux os pour le composant primaire et un pour le secondaire). (Gross. × 12).

Tr 303. Le retournement de 180° de la peau de zone A est effectué de chaque côté le 16 avril. Du côté droit, il y a une lacune, car le rectangle de peau n'est pas assez grand. Le 20 mai, on ouvre des deux côtés le centre de la peau greffée, qui est complètement

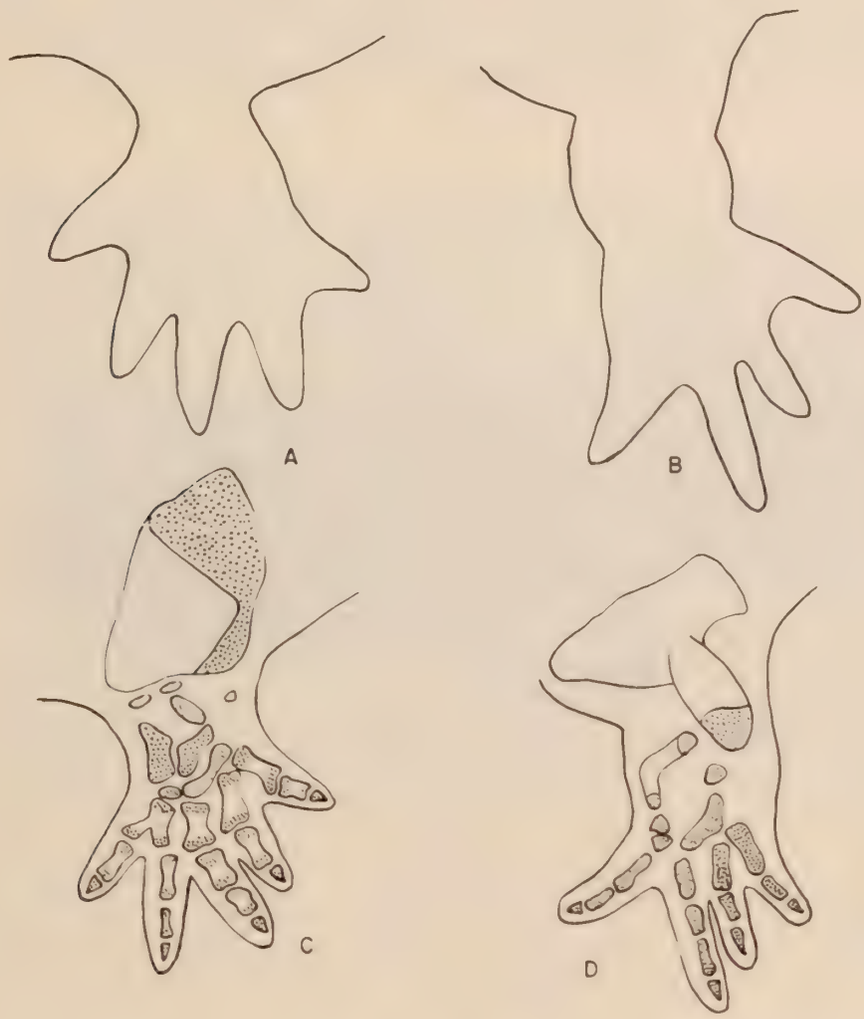

Fig. 24.

Dessins à la chambre claire des pattes régénérées du Triton 304; A, patte droite; B, patte gauche; C et D, dessins des squelettes respectifs révélant le nombre réduit des os stylopodiques et carpiens (Gross. × 12).

ratatinée. Au milieu de juin, deux petits cônes apparaissent de chaque côté, mais à droite, du côté ventral, la peau est entraînée avec le bourgeon. A la fin du mois, nous avons une palette de chaque côté, mais celle de droite est double et normalement dirigée vers l'arrière. La palette gauche est aussi dirigée vers l'arrière. Ces deux palettes se transforment en pattes, duplicaturée à droite, simple à gauche (fig. 22 et 23, A). La duplicature consiste en une patte secondaire à trois doigts, située sur le côté ventral de la patte

primaire, qui est une droite ayant subi une légère torsion due à la place qu'occupe la patte secondaire. L'étude du squelette de cette duplicature révèle un gros humérus, à l'extrémité duquel s'insèrent trois os zeugopodiques, deux pour la patte primaire et un pour la secondaire. Le carpe primaire comprend cinq os; il y a quatre métacarpiens suivis des phalanges, trois pour les doigts III et IV et deux pour les doigts II et I. Le carpe secondaire est formé de deux os

Fig. 25.
Photographie, prise dorsalement, du Triton 304, montrant les deux pattes courtes régénérées de chaque côté.

suivis de deux métacarpiens, mais de trois doigts, car un métacarpien porte deux doigts dont un à trois phalanges et l'autre à deux (fig. 23, B, C, D).

Tr 304. L'animal est opéré des deux côtés le 16 avril et les greffes sont ouvertes le 20 mai. Dès le milieu de juin, des bourgeons apparaissent dirigés vers l'avant. Ils s'accroissent, mais en juillet le droit régresse et ne laisse subsister qu'une légère proéminence. Du côté gauche, la palette est très courte. La patte repousse du côté droit et, en août, on obtient de chaque côté une patte incomplète; celle de droite, probablement sans stylopode, a cinq doigts dont la face palmaire est tournée vers le haut (fig. 24, A). Celle de gauche (fig. 24, B) ne présente qu'un autopode, et il est impossible

de donner une orientation à ces deux formations (fig. 25). Au point de vue du squelette, la patte droite ne comprend pas de stylopode, sinon quelques petits os disséminés, mais il y a deux os courts, probablement zeugopodiques, suivis de trois à quatre os carpiens et de quatre métacarpiens, dont le quatrième est bifurqué dès sa moitié et correspond à deux doigts à trois et deux phalanges, tandis que le troisième doigt possède trois phalanges et les autres deux

Fig. 26.
Photographie du Triton 307 montrant les pattes régénérées de chaque côté, droite invertie à gauche et gauche invertie à droite, l'ordre des doigts inversé.

(fig. 24, C). La patte gauche est encore plus incomplète, présentant une partie d'humérus, un os probablement zeugopodique, coudé, et quatre os carpiens, irrégulièrement placés, prolongés par quatre métacarpiens et quatre doigts dont un à trois phalanges et les trois autres à deux phalanges (fig. 24, D).

Tr 307. La peau de la zone A est retournée de chaque côté le 18 avril 1958. Le 20 mai, les greffes sont ouvertes pour permettre aux bourgeons de sortir. Ceux-ci apparaissent vers le milieu de juin et sont tous deux dirigés vers l'avant. Ils grandissent et donnent des palettes, celle de droite est bien orientée en avant, tandis que celle de gauche pointe plutôt vers le haut. En août, nous avons deux pattes simples à quatre doigts (fig. 26) : à droite, il s'agit nettement d'une patte gauche invertie, oblique, car le pli du coude

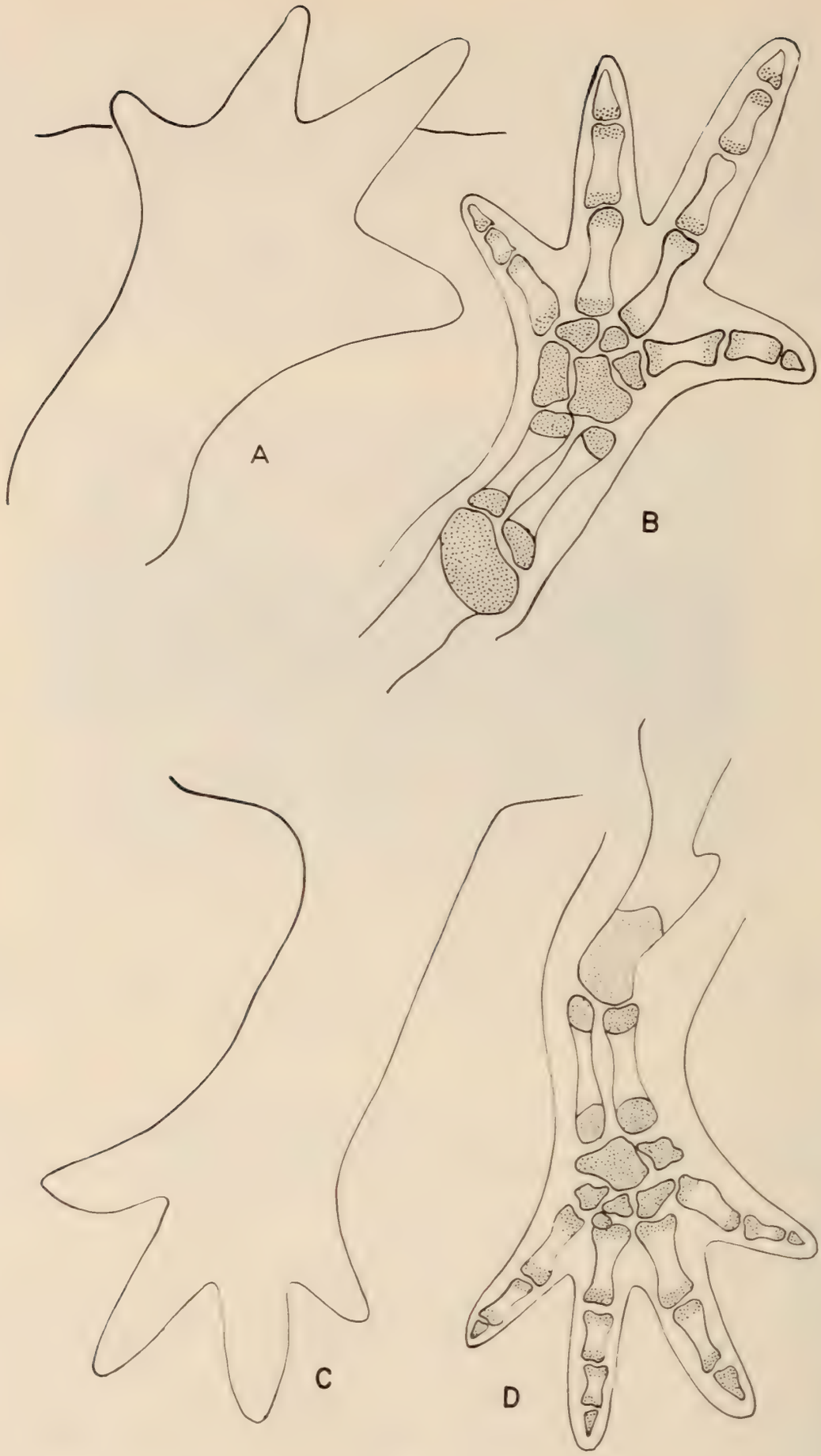

Fig. 27.

Dessins à la chambre claire des pattes régénérées du Triton 307; A et B, côté droit: bien qu'étant dirigée vers le haut, cette patte est une gauche invertie, car son cubitus est ventral, son radius dorsal et la disposition des doigts inversée. C et D, côté gauche, patte droite invertie, le cubitus est ventral et les doigts sont inversés (Gross. × 12).

est mal marqué, mais le côté radial est dorsal et le cubital ventral (fig. 27, A et B). La patte gauche est assez difficile à orienter, vu qu'elle se dirige plutôt vers le bas que vers l'avant; je pense qu'on peut quand même la définir comme une droite invertie car l'étude du squelette nous montre que le bord cubital est ventral, le pli du coude et le bord radial dorsaux et les doigts sont inversés, ce qui est caractéristique des pattes inverties (fig. 27, C et D).

Fig. 28.
Photographie prise ventralement du Triton 308, montrant la patte triplicaturée à 10 doigts régénérée à droite.

Tr 308. L'animal est opéré de chaque côté le 18 avril 1958 et les greffes sont ouvertes au centre le 20 mai. Au début de juin, un petit cône apparaît sur le côté droit; il sort à l'extérieur de la peau greffée, ce qui n'empêche pas cette dernière d'avoir participé à sa formation; il grandit et donne une palette qui semble double. Du côté gauche, se forme aussi un cône qui entraîne avec lui une partie de peau greffée. Ces deux formations s'accroissent encore et se révèlent être, à droite, une patte duplicaturée, peut-être même triplicaturée à dix doigts (fig. 28 et 29, A et B) tandis que celle de gauche est une patte normale et simple. Au point de vue du squelette, la patte droite est composée d'un stylopode et d'un zeugopode normaux. C'est à partir du carpe que se fait le dédoublement, qui commence par le bord cubital; en effet, les deux carpes sont superposés, mais ont en commun l'os radial et probablement le central

un peu allongé. L'autopode primaire, dorsal, comprend sept os carpiens et quatre métacarpiens suivis de cinq doigts, deux doigts prenant naissance à partir d'un métacarpien. Ces doigts sont formés, le premier, le deuxième et le cinquième de deux phalanges et les

Fig. 29.

Dessins à la chambre claire de la patte triplicaturée du Triton 308; A, vue latérale montrant les deux composants l'un sur l'autre; B. vue ventrale les montrant écartés; C, dessin montrant la disposition du squelette du composant primaire; D, celle des composants secondaire et tertiaire; ce dernier est constitué d'un os carpien, d'un métacarpien et de quatre phalanges. Les deux os hachurés sont les deux os carpiens communs aux carpes des deux composants (Gross. × 12).

troisième et quatrième de trois phalanges. L'autopode ventral, lui, est formé de cinq os carpiens, dont deux en commun avec l'autopode dorsal, suivis de quatre métacarpiens et de quatre doigts, le premier à deux phalanges, les deuxième et troisième à trois et le quatrième à une phalange. Cette formation comprend encore un début de triplicature réalisé par un doigt double, situé radialement

sur la face palmaire, composé de deux os carpiens, de deux métacarpiens et de deux phalanges; la peau de ce doigt ne se divise qu'au niveau des phalanges (fig. 29, C et D).

Tr 313. Animal opéré le 22 avril 1958 de chaque côté. A la fin de mai, les centres des greffes sont complètement fermés par la peau et sont ouverts; au milieu de juin, deux bourgeons apparaissent, nettement dirigés vers l'avant, mais tendant à se pigmenter.

Fig. 30.
Photographie du Triton 313, montrant les deux pattes hypotypiques à un seul doigt régénérées de chaque côté.

Celui de droite porte un moignon à son extrémité et le nouveau bourgeon qui se forme pousse sur le côté. Ces formations grandissent, celle de gauche arrive au stade palette, mais toutes deux se pigmentent, régressent et ne donnent finalement qu'un seul doigt (fig. 30). Celui de gauche est nettement dirigé vers l'avant (fig. 31 B), mais il est plus difficile de définir le droit vu sa position bifurquée (fig. 31, A). Après éclaircissement, la patte droite montre un gros humérus suivi de deux doigts, l'un recourbé, tout à fait perpendiculaire composé de deux os, un métacarpien et une phalange, et qui, avec la peau, constituait le moignon; un second « doigt » est plus long, comprend, en réalité, un os zeugopodique, un os carpien, un métacarpien court et une phalange; mais il est ausi possible que ces quatre os représentent un métacarpien et trois

phalanges (fig. 31, C). La formation gauche possède cinq os, probablement un humérus, un court os zeugopodique, un métacarpien et deux phalanges (fig. 31, D).

Fig. 31.
Dessins à la chambre claire des formations hypotypiques du Triton 313; A et C, côté droit; B et D, côté gauche (Gross. × 12).

3. *Conclusions.*

Il y eut trois sortes de résultats:

a) neuf pattes simples, conformes à la situation des parties internes, sans aucune influence visible de la peau retournée (39%);

b) douze pattes simples de latéralité inverse et inverties, conformes à l'orientation de la peau, bien que les parties profondes soient restées en place (52%). Ce résultat est particulièrement démonstratif et met hors de doute la localisation dans la peau de facteurs déterminant la latéralité et les axes du régénérat;

c) deux pattes furent duplicaturées (8%), ce qui semble pouvoir s'expliquer par un conflit entre les facteurs morphogènes des parties internes restées en place et ceux de la peau ayant subi la rotation de 180°.

Les pattes incomplètes sont difficiles à expliquer, mais les pattes hypotypiques de même que le bourgeon pigmenté proviennent certainement d'une obstruction par la peau greffée, à la naissance du bras, qui empêche toute la quantité du matériel régénérateur de former un blastème normal, comme dans tous les autres cas obtenus jusqu'ici.

Chapitre V

DÉPLACEMENT EN TERRITOIRE NEUTRE (FLANC) DE LA PEAU DE LA ZONE C, APRÈS RETOURNEMENT DE 180° ET DÉVIATION DU NERF BRACHIAL

1. *Conditions de l'expérience.*

J'ai, dans cette série, joué la difficulté. Tout d'abord, on sait que, même en place, la zone C répond difficilement à l'excitation d'un nerf dévié. Dans les meilleures séries, le nombre des résultats positifs, c'est-à-dire des pattes formées sur déviation, ne dépasse guère 10 à 15%. On doit donc s'attendre à beaucoup de résultats négatifs.

D'autre part, la transplantation de la peau de la zone C sur le territoire neutre qu'est le flanc, a l'avantage de supprimer toute compétition entre les potentialités des tissus internes et celles de la peau. Dès lors, la peau représente la seule partie qui puisse déterminer aussi bien la morphologie que l'orientation du régénérat. La masse du blastème formé risque d'être réduite et de donner des pattes hypotypiques.

L'animal est couché sur le ventre, la patte antérieure droite tendue et fixée par une épingle. La peau du bras est incisée sur toute sa longueur et détachée des muscles sous-jacents par le scalpel. On enlève alors les muscles et on dégage le nerf brachial supérieur en le coupant à sa partie distale. On enlève ensuite l'humérus et les os zeugopodiques et on dégage le nerf brachial inférieur, égale-

ment sur toute sa longueur. Les nerfs sont laissés en attente, et pendant ce temps, on découpe sur l'épaule et le flanc un rectangle de peau comprenant la zone C et une partie du flanc. On retourne cette peau de 180° et on fait un petit orifice dans la zone C appliquée contre le flanc, dans lequel on fait aboutir les deux nerfs préparés. Puis on suture ce rectangle de peau, on ampute la patte en place

Fig. 32.
Photographie du Triton 327 montrant la formation hypotypique (un doigt) régénérée du côté droit après retournement de la zone C de 180° sur le flanc, et déviation du nerf brachial.

et on ferme la plaie à cet endroit. La peau de la zone C se trouve alors sur le flanc, reposant sur un territoire neutre et la peau du flanc à la place de la zone C.

Les résultats ont été variables.

2. *Description de quelques cas.*

Tr 327. L'animal est opéré du côté droit le premier mai 1958. Dès le 19, une petite proéminence apparaît, qui se transforme en un cône, puis tend à se pigmenter. Le 2 juin, la peau qui se trouve autour du cône est dégagée, pour que celui-ci ne soit pas étranglé. Il s'accroît encore un peu, puis reste stationnaire et repart en for-

mant un bourgeon très allongé. En août, ce bourgeon ne donne qu'un seul doigt, bien formé, dirigé vers l'arrière (fig. 32 et 33, A). Une fois éclaircie, cette formation montre une ébauche d'os zeugopodique contenant deux centres d'ossification, un os carpien encore cartilagineux, un os métacarpien et deux phalanges bien formés: la structure du doigt est typique (fig. 33, B).

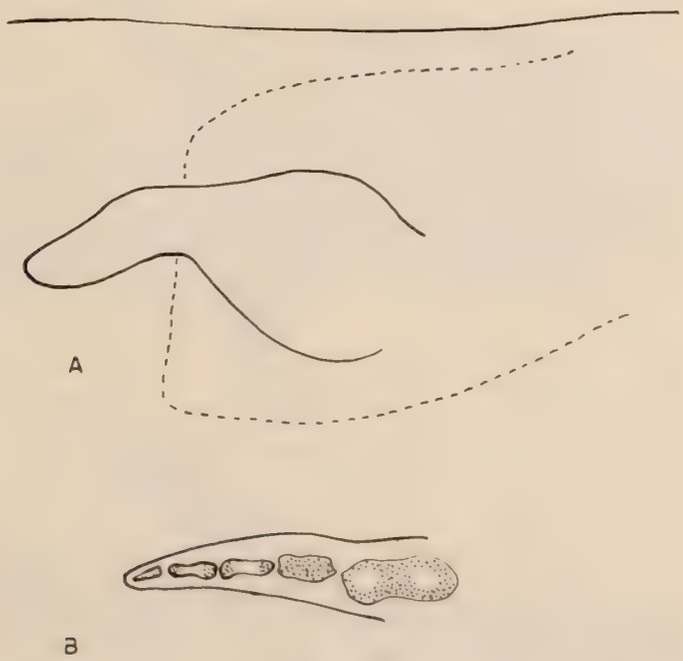

Fig. 33.

Dessin à la chambre claire du doigt régénéré sur le flanc du Triton 327, après retournement de la zone C. Le dessin du squelette montre la structure typique d'un doigt (Gross. × 12).

Tr 335. L'animal est opéré le 6 mai 1958 du côté gauche. Vers la fin du mois, il se forme sur la déviation un petit bourgeon blanchâtre, mais comme la peau a tendance à recouvrir le nerf dévié, on la résèque tout autour. Un cône grisâtre apparaît alors, mais il ne grandit pas; le 24 juin, il est ouvert et la peau est de nouveau dénudée autour du nerf qui est toujours en place. En juillet, il ne se passe rien, mais dans le courant d'août, un nouveau bourgeon se forme, très épais à sa base, qui donnera finalement trois doigts. Ces doigts sont répartis inégalement, deux ensemble et un troisième qui prend naissance plus bas et dans une direction opposée aux deux autres, ce qui fait penser à une tentative de duplicature. Cette formation est dessinée, photographiée et éclaircie (fig. 34, A et 35, A, B); son squelette comprend un os stylopodique, suivi de deux os

zeugopodiques qui s'écartent l'un de l'autre. Celui de droite supporte un doigt formé d'une seule phalange, tandis que celui de gauche donne un autopode hypotypique composé d'un os carpien suivi de deux métacarpiens et de deux doigts dont un à une phalange et un à deux phalanges (fig. 34, B). Nous sommes donc bien en présence d'une duplicature, mais très incomplète.

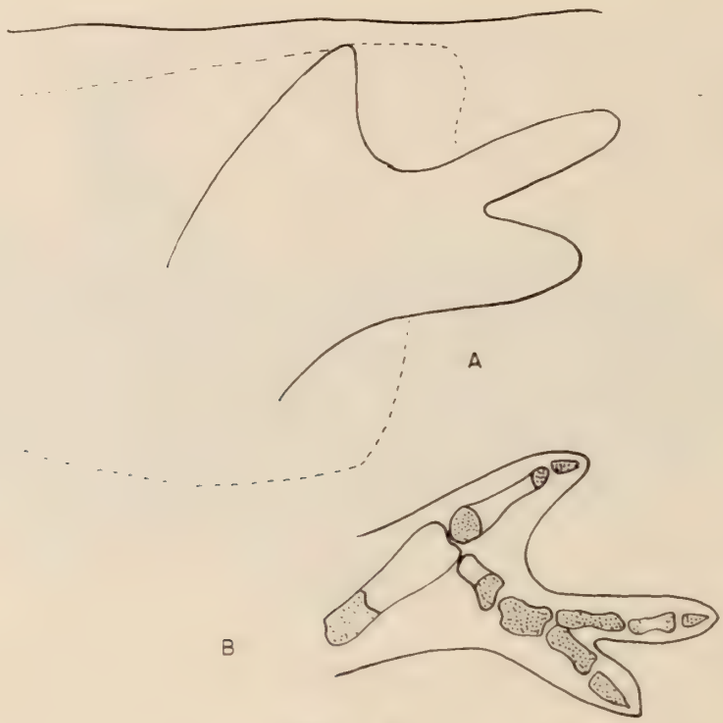

Fig. 34.

A. Dessins à la chambre claire de la formation duplicaturée du Triton 335; B, dessin du squelette montrant les deux directions que prennent les os zeugopodiques (Gross. × 12).

Tr 336. La peau de la zone C est retournée de 180° et greffée sur le flanc le 6 mai 1958. Très vite, la peau recouvre le lieu de la déviation et, au début de juin, la région est dénudée. Rien ne se forme; à la fin du mois, la place est de nouveau ouverte et montre le nerf toujours en place. Au cours de juillet apparaît un petit cône, qui s'accroît lentement et donne en septembre une palette à quatre doigts présentant à la partie ventrale des renflements qui semblent être le début de formation d'un composant secondaire. Cette palette grandit et donne une patte à quatre doigts, la face palmaire tournée vers l'extérieur, d'où partent trois petits doigts, dont un est juxtaposé à la patte primaire (fig. 36, A et 37, A, B). L'étude après éclaircissement révèle une patte comprenant un os stylopodique rond

et court, deux os zeugopodiques, l'un bien formé et l'autre encore cartilagineux, un autopode formé du côté dorsal de six os carpiens suivis de quatre métacarpiens et de quatre doigts à phalanges nor-

Fig. 35.

Photographie du Triton 335. A (en haut), vue dorsale; B (en bas), vue ventrale montrant la formation duplicaturée, formée après déviation du nerf brachial dans la zone C retournée de 180° sur le flanc.

males. Du côté ventral, on trouve quatre os carpiens supplémentaires dont trois soutiennent un doigt formé d'un métacarpien et d'une phalange, situé au niveau du troisième doigt du composant primaire; le quatrième os carpien soutient deux courts doigts d'une seule phalange chacun, situés sur le bord radial de la patte primaire (fig. 36, B, C).

Tr 338. Ce triton est opéré le 7 mai 1958. Comme dans les cas précédents, la peau qui vient recouvrir les nerfs déviés doit être ouverte au début de juin. Il apparaît alors un petit cône grisâtre qui s'accroît et donne un bourgeon allongé, qui se résume en un seul doigt dirigé vers le bas (fig. 38, A et 39). L'étude du squelette

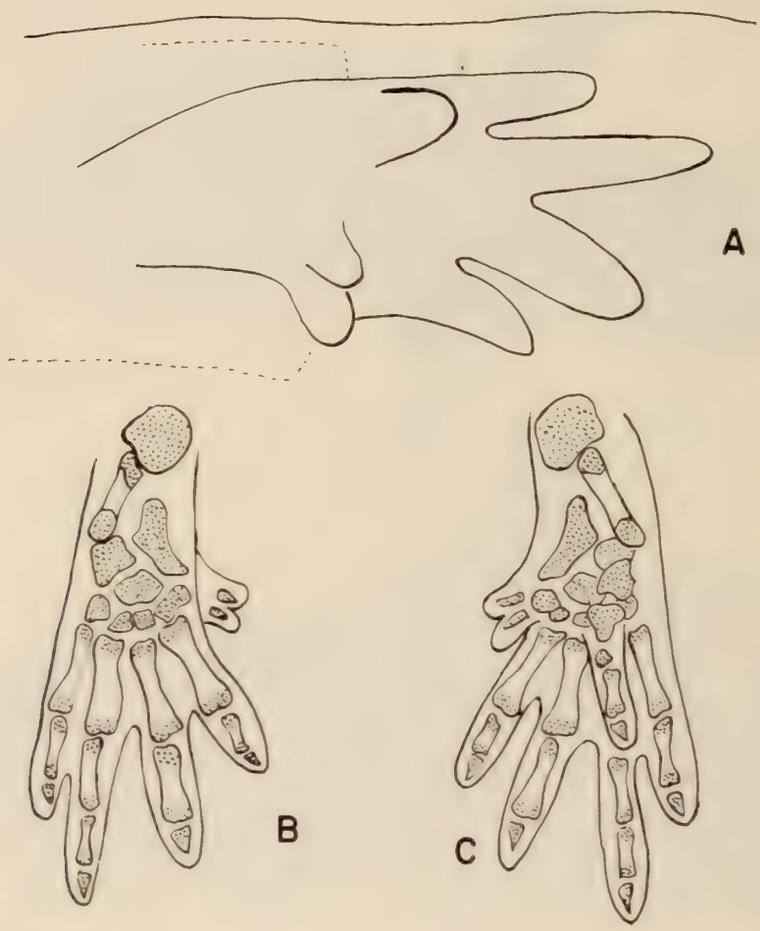

Fig. 36.

A, dessin à la chambre claire de la patte duplicaturée du Triton 336, montrant les trois doigts secondaires qui apparaissent sur la face palmaire, Dessins des squelettes vus (B) de la face d'extension et (C) de la face palmaire montrant les os carpiens supplémentaires donnant naissance aux trois doigts duplicaturés (Gross. × 12).

montre quatre os situés les uns derrière les autres dont il est difficile de définir l'origine. S'agit-il d'un os carpien, d'un métacarpien et de deux phalanges ou d'un os stylopodique, d'un zeugopodique, d'un métacarpien et d'une phalange ? Je pense que la première hypothèse est plus juste et qu'il faut considérer cette formation comme un autopode hypotypique (fig. 38, B).

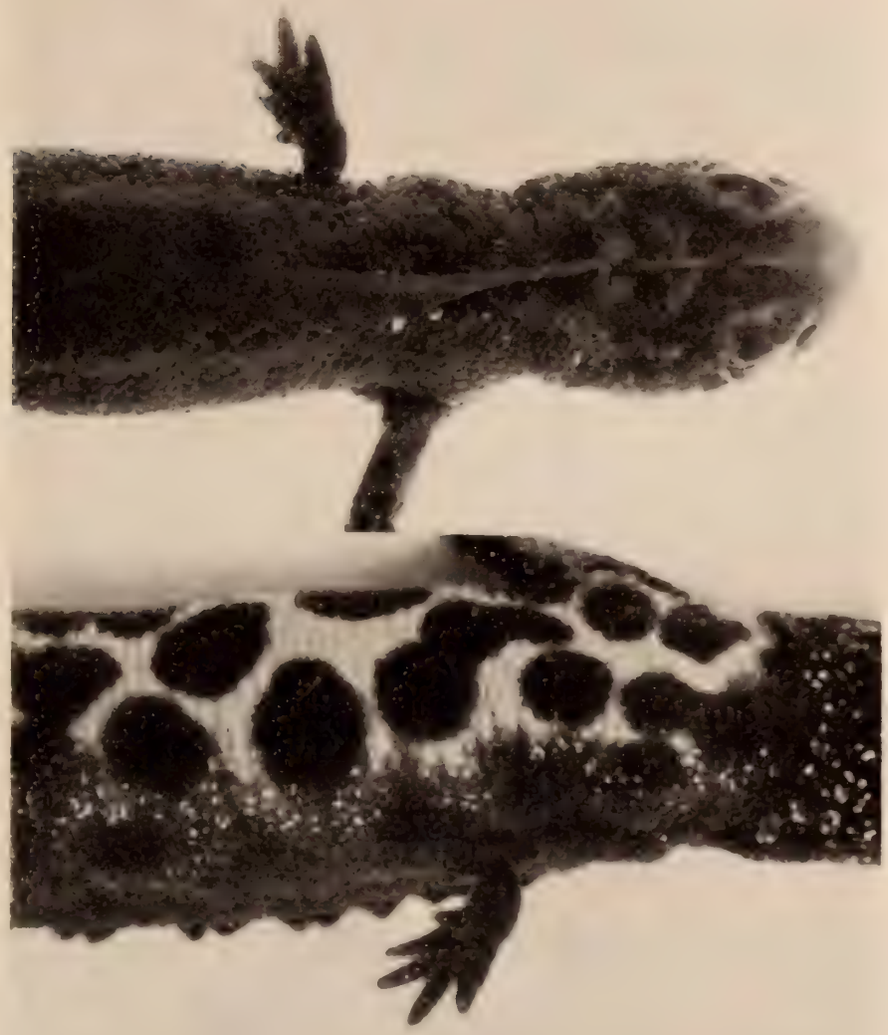

Fig. 37.
Photographie du Triton 336. A (en haut), vue dorsale; B (en bas), vue ventrale montrant la formation duplicaturée régénérée après retournement de la zone C sur le flanc. On aperçoit les trois doigts prenant naissance sur la face palmaire.

3. *Conclusions.*

a) Constatons d'abord qu'il y a eu formation de pattes rares et incomplètes, mais ayant indiscutablement la morphologie d'une patte antérieure. Les potentialités caractéristiques du territoire patte sont donc présentes dans la peau, puisqu'il n'y a pas en jeu d'autres éléments de ce territoire. La peau ne renferme pas seulement des facteurs d'orientation et d'asymétrie;

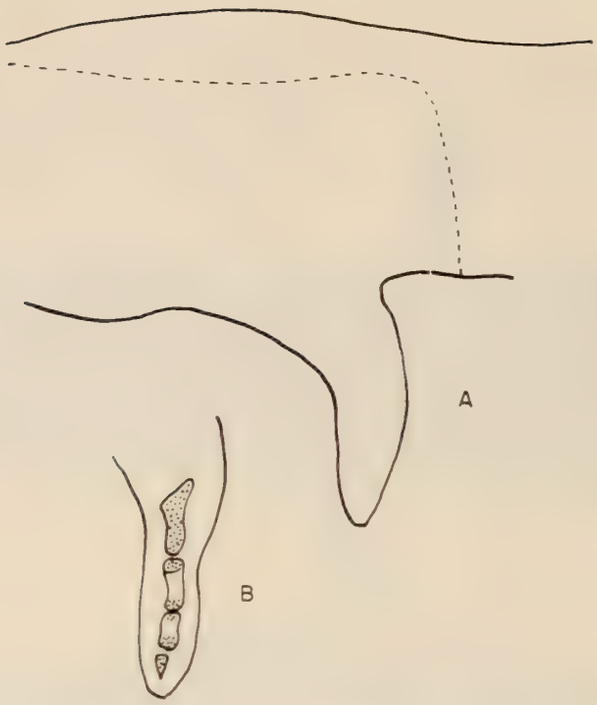

Fig. 38.
Dessins à la chambre claire (vue dorsale) de la formation hypotypique du Triton 338 montrant la structure d'un doigt unique (Gross. × 12)

Fig. 39.
Photographie du Triton 338 montrant le doigt unique régénéré après retournement de la zone C sur le flanc.

b) Sur six résultats positifs, on a observé quatre pattes hypotypiques et deux pattes duplicaturées. Ceci confirme que la peau contient les facteurs de duplicature du régénérat.

Il y eut, en outre, trois bourgeons qui se formèrent, mais qui se pigmentèrent sans s'accroître ni se différencier. Huit expériences restèrent entièrement sans résultat.

Chapitre VI

REMPLACEMENT DE LA PEAU DU STYLOPODE DE LA PATTE ANTÉRIEURE PAR CELLE DU STYLOPODE DE LA PATTE POSTÉRIEURE ET RÉCIPROQUEMENT, SUIVI D'AMPUTATION DES DEUX MEMBRES

1. *Problème et technique.*

Les deux pattes antérieure et postérieure diffèrent non seulement par le nombre des doigts, mais aussi par le volume et la disposition des pièces squelettiques. Je rappellerai ces différences:

A. *Membre antérieur* (fig. 40, A).

a) Stylopode: Humérus.
b) Zeugopode: Radius et cubitus.
c) Autopode: 1. Carpe à sept pièces: radial, cubital-intermédiaire (soudés), central, carpiens 2, 3, 4 et 5.
2. Métacarpe: quatre métacarpiens.
3. Quatre doigts: I, II, IV: deux phalanges; III: trois phalanges.

B. *Membre postérieur* (fig. 40, B).

a) Stylopode: Fémur.
b) Zeugopode: Tibia et péroné.
c) Autopode: 1. Tarse à huit pièces: tibial, intermédiaire, péronéal, central, tarsiens 1-2 (soudés), 3, 4 et 5.
2. Métatarse: cinq métatarsiens.
3. Cinq doigts: I, II, V: deux phalanges; III et IV: trois phalanges.

Le remplacement de la peau du membre postérieur, par exemple, par la peau du membre antérieur apportera-t-il au bourgeon qui se forme des facteurs de morphogenèse capables de lui imposer une morphologie de patte antérieure ?

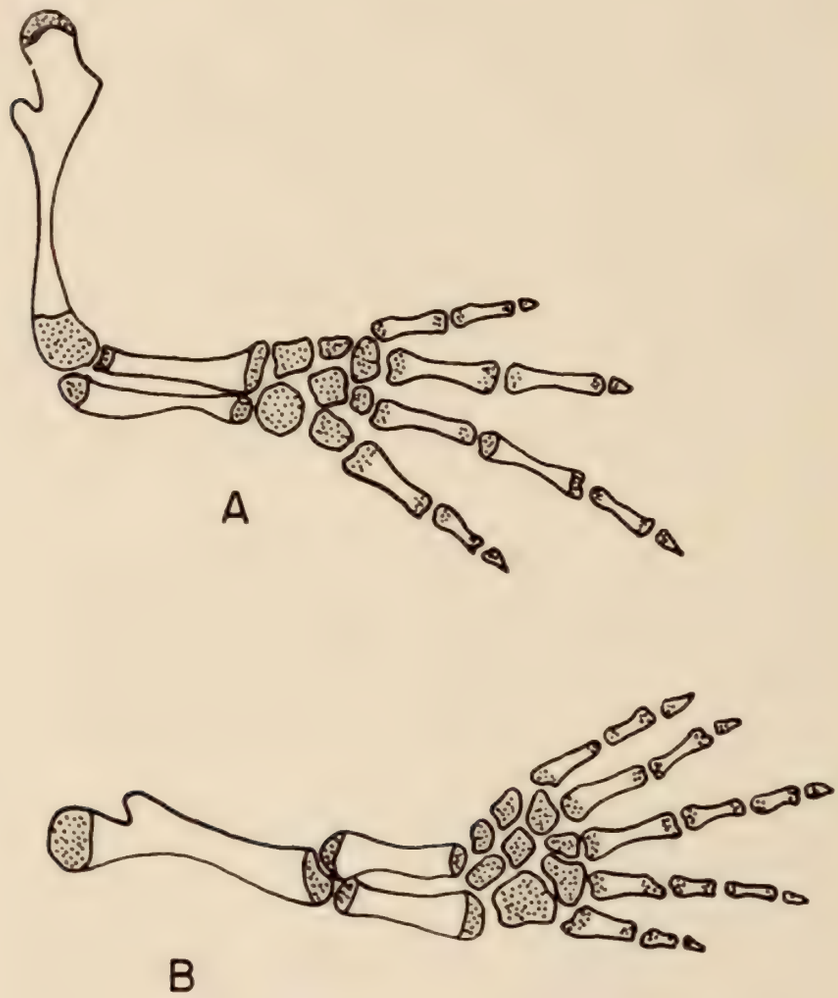

Fig. 40.
Schémas représentant les squelettes des membres du *Triton cristatus* du côté droit: A, patte antérieure; B, patte postérieure.

L'animal est couché sur le ventre; comme précédemment, on fait une incision ventrale du haut en bas du stylopode antérieur, puis des incisions transversales, et avec un scalpel, on détache la peau tout autour de la patte. Cette peau est conservée dans une gaze stérile imbibée de NaCl 4/1000, tandis qu'on détache de la même façon la peau du stylopode postérieur, et qu'on la transporte dans la même orientation sur la patte antérieure. Il faut en général couper une partie de cette peau, car elle est trop longue, étant donné

le volume de la patte postérieure, pour recouvrir le stylopode antérieur. Une fois que tous les points de suture sont terminés, on reprend la peau antérieure laissée en attente et on la coud de même à la place de la postérieure, en ayant soin auparavant d'enlever quelques muscles pour arriver à joindre les deux bords de la peau. Au bout d'une semaine, les points sont enlevés et trois à cinq jours plus tard, les pattes sont amputées au niveau des peaux greffées.

2. *Résultats et description de quelques cas.*

Si l'on considère ces résultats macroscopiquement, à l'échelle de la morphologie externe de la patte, c'est-à-dire, selon le nombre de doigts que cette dernière comporte, les pattes régénérées sont de trois catégories: pattes à quatre doigts, à cinq doigts et pattes duplicaturées.

J'ai obtenu, pour la régénération du membre antérieur:

a) Dix-huit pattes à quatre doigts;
b) Trois pattes à cinq doigts (13%);
c) Une patte avec une ébauche de duplicature formant un doigt supplémentaire.

Il s'est formé, en outre, une patte hypotypique à trois doigts.

Pour le membre postérieur:

a) Dix-huit pattes à quatre doigts (75%);
b) Quatre pattes à cinq doigts;
c) Deux pattes, dont l'une est manifestement duplicaturée et dont l'autre n'en est qu'une ébauche incertaine (un doigt supplémentaire).

Tr 258. L'échange entre la peau du stylopode de la patte antérieure et celle de la patte postérieure s'effectue le 10 octobre 1956 du côté gauche et l'amputation suit le 22. Dès le 26 novembre, des petits bourgeons apparaissent et donnent au cours de décembre des palettes. Antérieurement, on distingue les ébauches de cinq doigts et postérieurement celles de quatre doigts. En janvier, les deux pattes sont bien formées (fig. 41). Bien que la patte de devant soit dirigée vers le haut et non pas en arrière, elle semble être une patte postérieure normale, typique (fig. 42, A). De même, postérieurement, la patte régénérée a tout à fait l'allure d'une patte

antérieure (fig. 42, C). Ces deux pattes sont éclaircies selon la méthode Spalteholz et leur étude révèle que la patte régénérée en avant présente exactement le squelette d'une patte postérieure normale: deux os zeugopodiques, huit os tarsiens disposés normalement, cinq métatarsiens prolongés par cinq doigts dont deux à trois phalanges et trois à deux phalanges. Seule la direction des os

Fig. 41.
Photographie du Triton 258 montrant une patte à cinq doigts régénérée en avant et une patte à quatre doigts régénérée en arrière après échange des peaux des stylopodes antérieur et postérieur.

zeugopodiques est perpendiculaire à l'os stylopodique (fig. 42, B). La patte postérieure présente aussi un zeugopode à deux os, un carpe à huit os dont un (central) très allongé, suivi de quatre métacarpiens et de quatre doigts dont le troisième possède trois phalanges et les trois autres deux. Cette patte est orientée tout à fait normalement, le pli du coude ventral, le bord cubital dorsal, et est dirigée en arrière (fig. 42, D).

Tr 259. L'animal est opéré le 11 octobre 1956 et les pattes sont amputées le 24. A chaque extrémité, un cône apparaît dans le courant de novembre, qui évolue, à fin décembre, en deux pattes bien

Fig. 42.

Dessins à la chambre claire des pattes régénérées du Triton 258. A, B, antérieurement: structure typique d'une patte postérieure (tarse à 8 os et 5 doigts); C, D, postérieurement: la disposition des doigts est typique d'une patte antérieure, mais le carpe possède huit os (Gross. × 12).

formées à quatre doigts, aussi bien antérieurement que postérieurement. A l'avant, la patte régénérée est une patte droite antérieure tout à fait normale. A l'arrière, c'est aussi une patte antérieure droite normale (fig. 43, A). Après éclaircissement, cette dernière présente une structure typique de patte antérieure, deux os de zeugopode, l'un plus long que l'autre, un carpe composé de sept os, copie exacte d'une patte témoin, quatre métacarpiens et quatre doigts dont le troisième a trois phalanges (fig. 43, B).

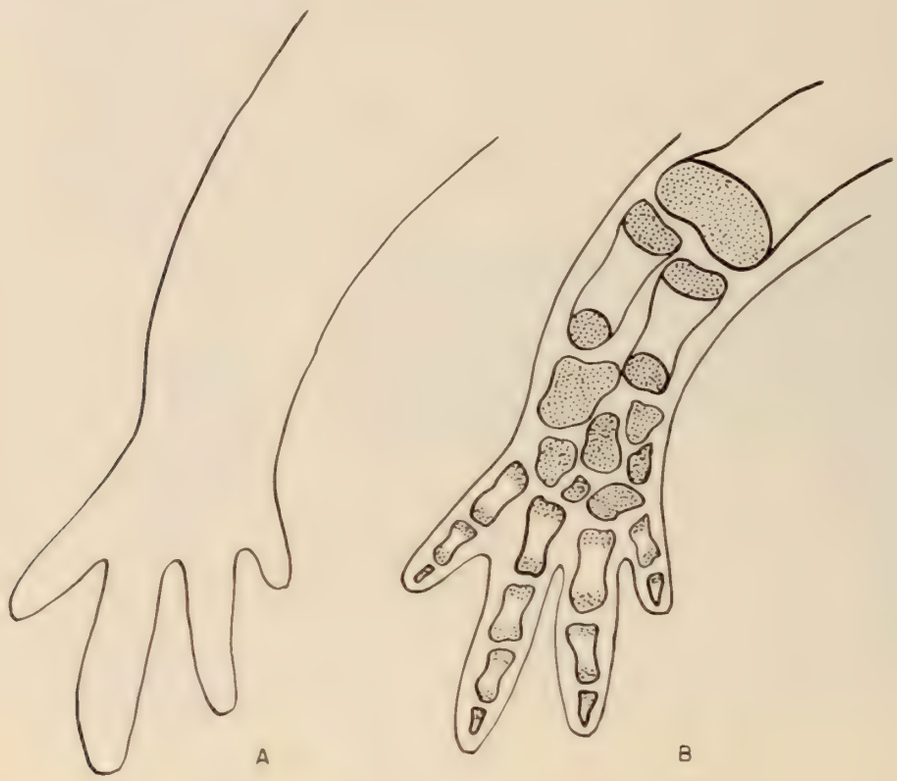

Fig. 43.

Dessin à la chambre claire de la patte régénérée postérieurement du Triton 259; cette patte possède le squelette typique d'une patte antérieure (carpe à sept os et disposition des doigts) (Gross. × 12).

Tr 272. L'animal est opéré antérieurement et postérieurement du côté droit le 5 novembre 1956 et les pattes sont amputées le 17. La section de la patte postérieure est un peu oblique, de sorte qu'il y a plus de peau greffée à la face ventrale qu'à la face dorsale. Vers la fin de décembre, deux petits cônes se forment sur chaque patte et deviennent des palettes qui semblent d'abord normales, mais qui, une fois développées, présentent toutes deux un doigt supplémentaire situé sur un autre plan (fig. 44): pour la patte antérieure, quatre plus un, situé au milieu (fig. 45, A); pour la

patte postérieure, cinq plus un, situé de côté (fig. 45, C). Les positions de ces pattes sont tout à fait normales, droites du côté droit; patte antérieure avec pli du coude ventral et bord cubital dorsal. L'étude du squelette après éclaircissement révèle dans cette patte antérieure, un zeugopode normal, un autopode à sept os carpiens, mais prolongés par cinq métacarpiens dont celui du milieu, situé ventralement par rapport aux autres; le nombre des phalanges des

Fig. 44.
Photographie du Triton 272 montrant les deux pattes régénérées antérieurement et postérieurement, comprenant chacune un doigt supplémentaire.

doigts est aussi normal. Le doigt supplémentaire ventral possède deux phalanges, plus petites que les autres. Ce doigt, probablement un II′, représente sans doute le seul résultat d'une tentative de duplicature (fig. 45, B). La patte postérieure, elle, présente un tibia et un péroné normaux, un tarse composé de neuf os, suivis de six métatarsiens et six doigts dont un seul, le troisième, a deux phalanges. Ce doigt supplémentaire semble être un IV′ et est dû probablement au dédoublement du tarsien 4 qui a influencé la formation d'un métatarsien IV′. Ce métatarsien, empêché de prendre sa place normale vu la présence du doigt V, s'est coudé et a donné un doigt dirigé obliquement, qui s'applique sur le côté dorsal du doigt V. Nous sommes, dans ce cas, de nouveau en présence d'une tentative de duplicature (fig. 45, D).

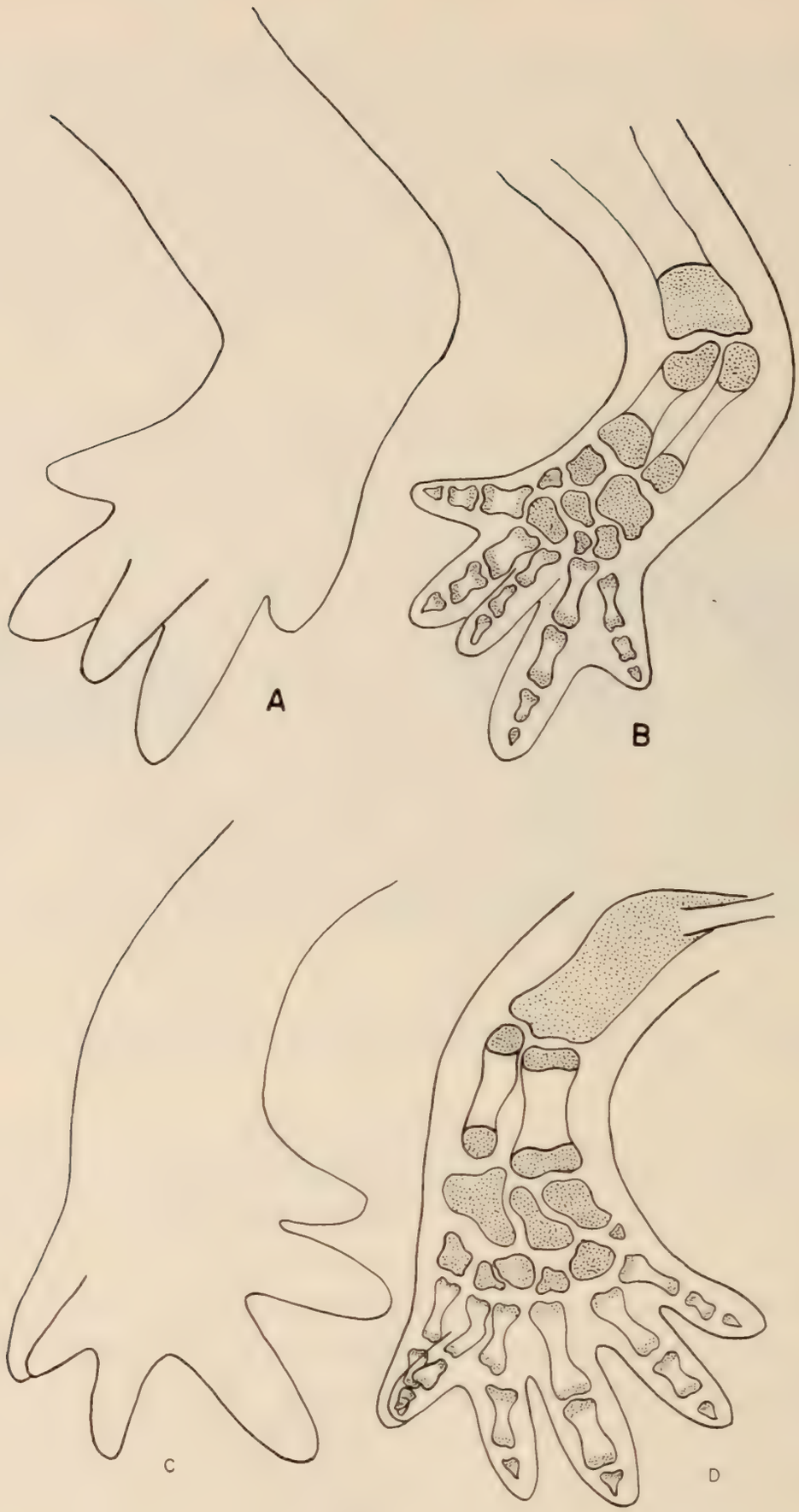

Fig. 45.

A, B, vues ventrales de la patte régénérée antérieurement du Triton 272; un doigt supplémentaire prend naissance sur la face palmaire au niveau du métacarpe. C, D, patte postérieure du Triton 272; tarse à neuf os et apparition d'un métatarsien IV′ donnant un doigt supplémentaire (Gross. × 12).

Tr 279. L'échange des peaux antérieure et postérieure gauches se fait le 9 novembre 1956 et les pattes sont amputées le 21. Au milieu de janvier, deux palettes sont déjà formées, mais l'antérieure

Fig. 46.
Photographie du Triton 279. A (en haut), patte antérieure régénérée à cinq doigts; B (en bas), patte postérieure duplicaturée à six doigts dont deux sont perpendiculaires aux quatre autres.

est blessée par morsure, tandis que la postérieure montre déjà des signes de duplicature, car les ébauches de doigts se manifestent sur deux plans. Un bourgeon se reforme antérieurement et les deux pattes sont dessinées une première fois au début de février. Les pattes s'accroissent, les doigts apparaissent antérieurement, mais il est

difficile de dire s'ils sont au nombre de quatre ou cinq, car deux ont l'air soudés. Le 18 mars, les deux pattes sont dessinées et photographiées et se révèlent être nettement, antérieurement, une patte à cinq doigts (fig. 46, A et 47, A), et postérieurement une patte à six doigts, dont deux situés perpendiculairement par

Fig. 47.

Dessins à la chambre claire des pattes régénérées antérieurement du Triton 279; A, B, patte à cinq doigts dont le premier est rudimentaire et sept os du tarse dont un est constitué par la soudure de l'os tibial et du tarsien 1, ce qui permet de considérer cette patte comme une patte postérieure (Gross. × 12).

rapport aux autres (fig. 46, B et 48, A, B). Ces deux pattes sont orientées normalement, ce sont des pattes gauches, du côté gauche.

Après éclaircissement, la patte antérieure présente un zeugopode à deux os, un autopode formé de sept os et cinq métacarpiens ou -tarsiens, dont le premier est rudimentaire, suivis de cinq doigts dont le premier n'a qu'une phalange, le troisième et le quatrième trois, le deuxième et le cinquième deux. Les doigts IV et V sont bien distincts en ce qui concerne leur squelette, mais ils présentent

une syndactylie membraneuse. A part le doigt I rudimentaire, cette patte présente l'aspect typique d'une patte postérieure, car l'os tibial du tarse est très allongé et s'est probablement soudé au tarsien 1 (fig. 47, B).

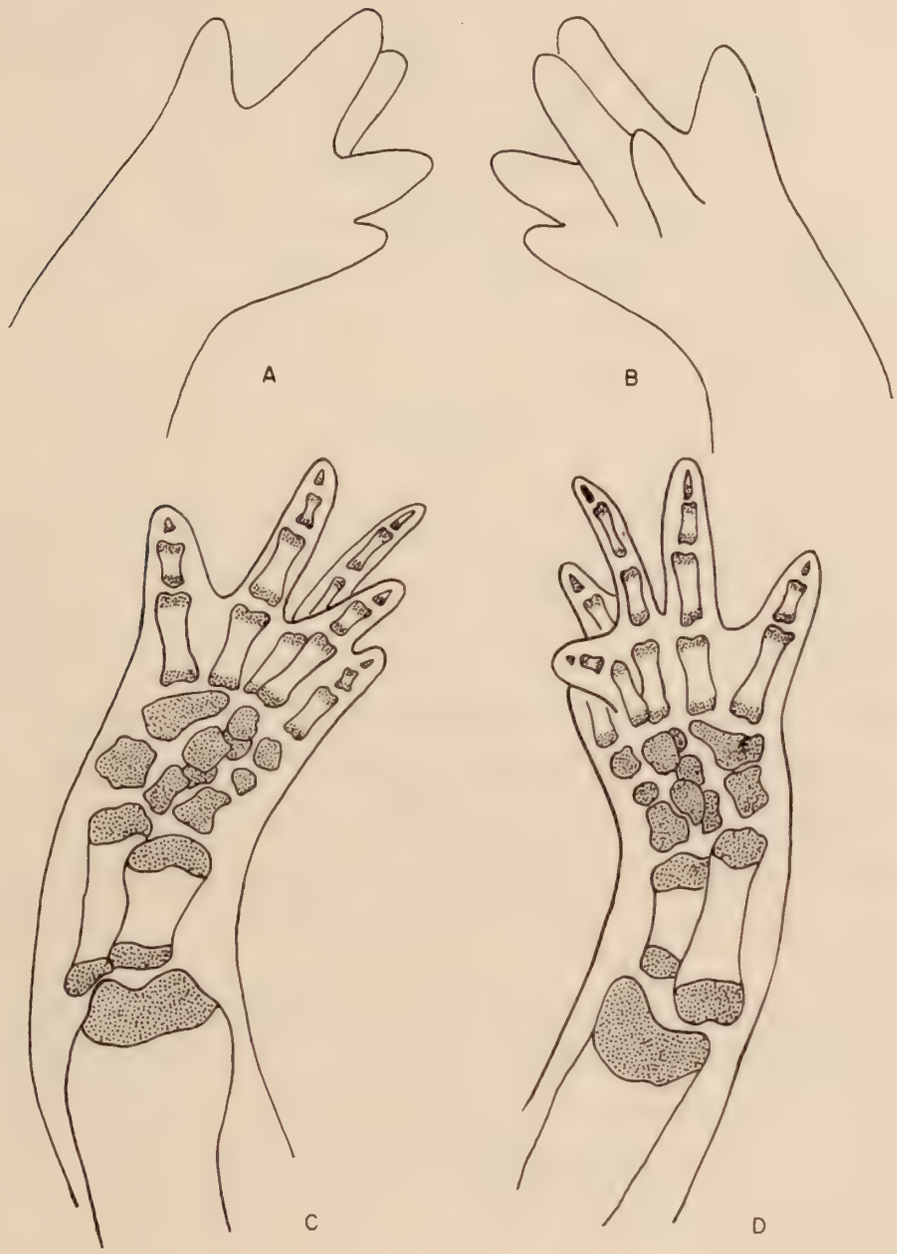

Fig. 48.

Dessins à la chambre claire de la patte duplicaturée du Triton 279 régénérée postérieurement; A, face d'extension; B, face palmaire montrant les deux doigts composant la duplicature; C et D, vues du squelette de cette formation montrant que le dédoublement se manifeste au niveau du carpe (Gross. × 12).

Quant à la patte régénérée postérieurement, elle présente l'aspect d'une patte antérieure duplicaturée, avec les quatre doigts

d'une patte normale situés dans un même plan, le pli du coude ventral, le bord cubital dorsal. Sur la face palmaire, se trouvent deux doigts bien formés, probablement des doigts III′ et IV′, duplicature des doigts III et IV. Le zeugopode est formé de deux os, le carpe de dix os dont deux situés au milieu, ventralement par rapport aux autres, soutiennent les doigts supplémentaires. Nous avons six métacarpiens correspondant à chaque doigt, dont deux ventraux et six doigts dont quatre pour le composant primaire, le troisième à trois phalanges, les autres à deux, et deux doigts duplicaturés dont un à trois phalanges et l'autre à deux, ce qui correspondrait à des doigts III′ et IV′, image en miroir des doigts III et IV (fig. 48, C, D).

3. *Résumé.*

Si nous considérons les résultats du point de vue anatomique externe, nous remarquons:

1. *Antérieurement:*

a) Sur dix-huit pattes régénérées à quatre doigts:

quatorze sont des pattes typiques possédant un carpe à sept os;

trois possèdent un carpe hypertypique, deux à huit et un à neuf os.

Ces deux pattes, dont le carpe est constitué de huit os, sont-elles des pattes postérieures hypotypiques qui n'auraient pu exprimer toutes leurs potentialités et n'auraient régénéré que quatre doigts, ou sont-elles des pattes antérieures avec un os carpien supplémentaire, la disposition des phalanges et des doigts étant tout à fait normale ?

Il est possible d'expliquer le cas de la patte contenant un carpe à neuf os, car ces os sont très tassés et deux semblent être même situés sur un plan différent des autres, ce qui indiquerait une tentative de duplicature.

b) Sur les trois pattes régénérées à cinq doigts:

deux sont typiquement des pattes postérieures (tarse à huit os);

une comprend aussi cinq doigts, mais n'a qu'un tarse à sept os; elle peut être considérée également comme une patte postérieure, en supposant que le radial s'est soudé au tarsien 1, vu sa forme allongée.

2. *Postérieurement :*

a) Sur dix-huit pattes régénérées à quatre doigts:

six sont des pattes antérieures typiques (sept os carpiens);

cinq sont des pattes possédant un carpe ou un tarse à huit os. La même difficulté se présente ici; sommes-nous en présence de pattes postérieures hypotypiques ou de pattes antérieures à os carpien supplémentaire ?

une patte possède neuf os carpiens; nous pouvons aussi considérer ce cas comme une tentative de duplicature, car deux os sont situés ventralement par rapport à l'ensemble du carpe;

quatre pattes possèdent un carpe hypotypique à six os, qui peut s'expliquer par la soudure de deux os;

deux pattes possèdent un carpe tout à fait incomplet (cinq et trois os) et ne peuvent être considérées comme pattes antérieures que d'après le nombre des doigts.

b) Sur les quatre pattes régénérées à cinq doigts:

deux sont normales (tarse à huit os);

une présente un tarse à sept os dont deux sont soudés (tibial et tarsien 1-2);

une présente un tarse à six os, très gros et absolument pas ordonnés.

4. *Expériences témoins.*

Il m'a semblé utile de rechercher si, après simple amputation, les pattes régénérées présentaient aussi une variation du nombre des doigts ou des os du carpe et du tarse.

Amputation simple des pattes antérieure et postérieure au niveau du stylopode.

A. Résultats morphologiques:

a) Vingt pattes antérieures ont été amputées, et toutes ont régénéré une patte à quatre doigts (100%).

b) Sur vingt pattes postérieures amputées:

dix-huit ont régénéré une patte à cinq doigts (90%);

une a régénéré une patte à six doigts (dédoublement du doigt III sur la face palmaire);

une a régénéré, après morsure d'un premier bourgeon, une duplicature comprenant six doigts dont deux, situés sur la face palmaire au niveau des doigts III et IV, constituent le composant secondaire

B. Analyse du squelette:

a) Les vingt pattes régénérées à quatre doigts présentent onze carpes normaux (sept os) pour neuf anormaux (cinq hypotypiques et quatre hypertypiques).

b) Les dix-huit pattes régénérées à cinq doigts présentent six tarses normaux (huit os) pour douze anormaux (quatre hypotypiques et huit hypertypiques).

Le doigt supplémentaire de la patte à six doigts est formé d'un os unique situé au niveau du métatarsien III, sur la face palmaire; le tarse comprend huit os.

La patte duplicaturée comprend aussi un tarse à huit os, mais ceux-ci sont disposés très irrégulièrement et semblent tous appartenir au composant primaire, les deux doigts secondaires n'étant formés que d'un os chacun.

5. *Conclusions.*

1. Il semble difficile d'affirmer qu'une patte est antérieure ou postérieure d'après le nombre des doigts ou d'après celui des os carpiens ou tarsiens. Même sans aucune intervention autre que l'amputation, on obtient une assez grande variation du nombre des os du tarse ou du carpe; cependant le nombre des doigts semble être plus stable, comme le montre cette série de témoins dans laquelle je n'ai obtenu que deux pattes sur 40 (5%), dont le nombre de doigts était supérieur à la normale.

2. C'est pourquoi il est frappant de constater que, dans la série d'échange de la peau entre patte postérieure et antérieure, sur vingt-quatre pattes régénérées en arrière, mais avec peau antérieure, dix-huit (soit 75%) sont des pattes à quatre doigts. Ceci semble bien indiquer une influence de la peau greffée qui tendrait à condi-

tionner la morphologie du régénérat et pas seulement sa latéralité ou ses axes. Cette conclusion ressort déjà des expériences relatées dans le chapitre V.

3. Quant aux trois cas de début de duplicature (un en avant, deux en arrière), ils ne sont que difficilement explicables. Il ne semble pas que l'on puisse parler d'un conflit entre des parties internes et cutanées tendant à imposer des orientations différentes, à moins que les axes des deux pattes antérieure et postérieure ne coïncident pas exactement.

Il ne faut donc pas attacher à l'interprétation que j'ai présentée précédemment, concernant la cause de la duplicature, une importance absolue. Il ne s'agit que d'une hypothèse de travail qui a cependant conduit à des vérifications expérimentales intéressantes.

CONCLUSIONS

Les expériences dont je présente les résultats avaient pour but de rechercher si la peau, intervenant vraisemblablement par son tissu conjonctif dermique, renfermait les potentialités qui définissent, chez le Triton, la morphologie des membres régénérés ou formés après déviation d'un tronc nerveux. Renferme-t-elle les conditions qui président à la formation d'un membre à partir du territoire de la patte antérieure ou de la patte postérieure ? Contient-elle les facteurs qui déterminent la latéralité, l'orientation et l'état simple ou duplicaturé du membre produit ?

I. On a distingué, dans le territoire de la patte antérieure, deux zones principales: la zone A ou orthotopique, qui comprend le membre et la région qui entoure son point d'insertion, produit toujours des pattes simples, de latéralité normale; la zone C ou hétérotopique, correspondant à la majeure partie de l'épaule, engendre, après déviation d'un tronc nerveux, des pattes duplicaturées.

Est-il possible, en remplaçant la peau du bras, (zone A), par la peau de l'épaule (zone C) d'obtenir, après simple amputation du bras au niveau de la peau greffée, des pattes duplicaturées ? Il est certain que le résultat ne sera pas uniforme, car il dépendra du conflit entre les parties internes (zone A) et la peau greffée (zone C), tant en ce qui concerne la participation cellulaire à la formation

du bourgeon qu'en ce qui concerne l'action inductrice agissant sur l'orientation du régénérat.

En fait, il y a eu huit formations de pattes simples (conformément à l'action des parties internes) pour six cas de pattes duplicaturées (conformément à l'action de la peau greffée). Une pareille proportion de duplicatures ne s'observe jamais après simple amputation d'une patte normale et ne peut être attribuée qu'à l'influence de la peau greffée.

II. Pour m'assurer, en effet, que la duplicature n'était pas la conséquence du traumatisme causé par la transplantation, j'ai effectué deux séries d'expériences témoins. Des animaux ont subi simplement l'ablation de la peau du bras suivie de réimplantation. Dans quatorze cas, d'autre part, la peau du bras a été enlevée et remplacée par de la peau du flanc qui est neutre au point de vue des potentialités régénératrices. Aucune de ces expériences n'a été suivie, après amputation du bras au niveau du transplant, de la formation de duplicatures.

Celles que j'ai observées, après transplantation de peau de la zone C, gardent donc toute leur signification.

III. Nous ne connaissons pas les facteurs qui conditionnent l'apparition de pattes duplicaturées. Ils sont certainement multiples. On peut considérer une hypothèse qui est peut-être simpliste et qui consiste à imaginer un conflit de tendances conditionnant des latéralités opposées. On sait que les pattes duplicaturées, formées sur la zone C, du côté droit, comprennent une patte gauche primaire et une patte secondaire qui est son image dans un miroir et de latéralité droite.

Ces considérations m'ont amenée à tenter de réaliser un conflit de ce genre en enlevant la peau des bras gauche et droit et en les échangeant, en conservant leur orientation normale. Ici encore, le résultat peut dépendre de la prédominance des parties internes (patte simple droite à droite) ou de la prédominance de la peau de latéralité opposée (patte simple gauche à droite), soit enfin d'un compromis entre les deux influences antagonistes (pattes duplicaturées).

Sur 32 expériences, il a été observé: 16 pattes simples de latéralité normale; 8 pattes simples de latéralité inverse; 5 pattes duplicaturées.

Ces résultats sont conformes aux prévisions.

IV. On sait que le retournement de 180° du territoire de la patte antérieure (zone A), comprenant peau, muscles, squelette, conjonctif, entraîne un renversement des axes qui sont depuis longtemps déterminés.

L'inversion de l'axe antéro-postérieur fait pousser une patte dirigée en avant, c'est-à-dire, sur le côté droit, une patte gauche. L'inversion de l'axe dorso-ventral produit une patte invertie dont le pli de flexion du coude n'est plus ventral, mais dorsal et dont les doigts se suivent dans l'ordre I, II, III, IV au lieu de IV, III, II, I.

Le retournement de 180° de la peau seule, tout le reste du territoire restant en place, pourra-t-elle déterminer, du moins dans certains cas, cette double inversion des axes ?

Les résultats furent, ici encore, de trois types.

Dans neuf cas, il poussa des pattes simples, à axes normaux, conformes à l'orientation des parties internes.

Dans douze cas (52%), les pattes formées furent de latéralité inverse, avec double inversion de leurs axes. Ce résultat est particulièrement démonstratif. Le simple retournement de 180° de la peau a la même action que le retournement de tout le territoire.

Dans deux cas enfin, il y eut des pattes duplicaturées qui traduisent peut-être les conflits existant entre la peau retournée et les parties internes restées en place.

V. J'ai cherché ce que la peau du territoire patte pouvait produire une fois transplantée sur un territoire neutre dépourvu de potentialités régénératrices tel que le flanc.

Pour cela, je découpe un rectangle de peau comprenant de la zone C et de la peau limitrophe de flanc. Ce lambeau est ensuite retourné de 180° de telle manière que la peau de patte (zone C) repose directement sur le flanc.

Je ne pouvais m'attendre à des résultats spectaculaires pour deux raisons. Même en place, la zone C ne réagit que dans 10 à 15% des cas à la déviation de troncs nerveux. D'autre part, le derme cutané devenant la seule source de matériel cellulaire du bourgeon, il fallait s'attendre à voir apparaître des pattes très hypotypiques.

En effet, il y eut:

8 résultats négatifs,

3 bourgeons qui se pigmentèrent sans évoluer,

2 pattes duplicaturées (zone C),

4 pattes hypotypiques.

Ces deux derniers résultats montrent que six pattes plus ou moins incomplètes, mais dont la nature morphologique n'est pas douteuse, se sont formées aux dépens de la peau seule qui renferme donc les potentialités morphogénétiques nécessaires. Seule, l'insuffisance du matériel formateur a limité leur action.

VI. J'ai enfin pratiqué l'échange entre la peau de cuisse et celle de bras.

Les résultats ne sont pas toujours très certains, car il est difficile de dire avec certitude si une patte régénérée est antérieure ou postérieure.

Le nombre des pièces carpiennes et tarsiennes est sujet à fluctuation, mais les essais témoins m'ont montré que le nombre des doigts (4) et des orteils (5) est à peu près constant.

Après échange des peaux antérieures et postérieures, il a été régénéré en arrière, dix-huit pattes à quatre doigts (influence de la peau transplantée) et quatre à cinq orteils.

Du côté antérieur, l'influence de la peau transplantée a été moins évidente: trois pattes à cinq orteils pour dix-huit à quatre doigts.

VII. A la question que je m'étais posée, je peux répondre aujourd'hui. Il est certain que la peau fait partie intégrante des territoires pattes et qu'elle contient, non seulement les facteurs qui déterminent l'état simple ou double et la latéralité du régénérat, mais aussi ceux qui définissent l'expression morphologique du territoire, la réalisation d'une patte.

AUTEURS CITÉS

Guyénot, E. 1926. *La perte du pouvoir régénérateur chez les Anoures étudiée par la méthode des hétérogreffes.* C. R. Soc. Biol. XCIV: 437.

— 1927 *a*. *La perte du pouvoir régénérateur des Anoures, étudiée par les hétérogreffes et la notion de territoires.* Rev. suisse Zool. 34: 1-53.

— 1927 *b*. *Le problème morphogénétique dans la régénération des Urodèles, détermination et potentialités des régénérats.* Rev. suisse Zool. 34: 127.

— 1928. *Territoires de régénération chez le Lézard.* C. R. Soc. Biol. XCIX: 27.

— 1929. *La notion de territoire en biologie.* Act. Soc. Helv. Sc. nat. Davos: 89.

GUYÉNOT, E., J. DINICHERT-FAVARGER et M. GALLAND. 1948. *L'exploration du territoire de la patte antérieure du Triton.* Rev. suisse Zool. 55. Fasc. suppl. N° 2.

GUYÉNOT, E. et A. DROIN, 1957. *Potentialités régénératrices dans la peau du Triton (Triton cristatus).* C. R. Acad. Sc. 245: 129.

GUYÉNOT, E. et K. PONSE. 1930. *Territoires de régénération et transplantation.* Bull. Biol. Fr. Belg. LXIV: 251.

GUYÉNOT, E. et O. SCHOTTÉ. 1926. *Démonstration de l'existence de territoires spécifiques de régénération par la méthode de la déviation des troncs nerveux.* C. R. Soc. Biol. XCIV: 1050.

GUYÉNOT, E. et M. VALLETTE. 1925. *Régénération du nez et de la mâchoire supérieure chez les Urodèles.* C. R. Soc. Biol. XCIII: 1276.

JUGE, J. 1940. *Les potentialités morphogénétiques des segments du membre dans la régénération du Triton (autopode).* Rev. suisse Zool. 47: 65.

SCHOTTE, O. 1926. *La régénération de la queue d'Urodèles est liée à l'intégrité du territoire caudal.* C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève. XLIII: 126.

Tome 66, nº 30. — Décembre 1959

Batraciens nouveaux du Cameroun

par

Jean-Luc PERRET

Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel (Suisse)
et Foulassi (Cameroun).

Avec 6 figures dans le texte

J'ai donné ailleurs [1] la diagnose de *Phrynobatrachus werneri hylaios* Perret et présente ici la description détaillée et critique de cette nouvelle forme. D'autre part, j'ai découvert et observé ces derniers mois une espèce d'*Hyperolius* que je crois nouvelle et dont je donne plus loin la description. Je remercie vivement mes collègues J. Guibé de Paris et R. Laurent d'Elisabethville de leurs précieuses informations et des comparaisons de matériel faites à ma demande.

Phrynobatrachus werneri hylaios Perret

Holotype: 1 ♂ Foulassi, Cameroun; alt. 710 m, fôrêt. Capturé le 12.1.1959. Muséum de Genève, nº 964.100.

Paratypes: nombreux ♂♂ et ♀♀, Muséums de Genève (46 exemplaires), Paris et Londres, capturés de 1954 à 1959.

Diagnose: Petite espèce (21 mm de long.) forme forestière de *Phrynobatrachus werneri* (Nieden), de moyenne et basse altitude, se distinguant de la forme typique par les caractères suivants:

[1] *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 82, 1959

werneri hylaios (fig. 1)	*werneri werneri*
1. Forme svelte.	Forme robuste.
2. Largeur de la tête 6-7 mm.	8-9 mm.
3. Largeur du tibia 2,8-3 mm.	3,5 mm.
4. Plis latéraux du sac vocal, faiblement développés, peu profonds, souvent avec quelques plis secondaires subparallèles.	Plis latéraux du sac vocal, fortement développés, profonds, sans plis secondaires.
5. Gorge des ♂♂ verruqueuse sur toute la surface.	Gorge des ♂♂ lisse, sauf au menton et à l'extérieur des plis latéraux du sac vocal.

Description: Forme svelte. Une papille linguale présente. Museau assez pointu mais à bout tout de même arrondi, plus long que l'orbite, dépassant la mandibule. *Canthus rostralis* appa-

Fig. 1.

Phrynobatrachus werneri hylaios Perret. 1/1.

A gauche ♂♂, à droite ♀♀, face ventrale montrant la pigmentation spécifique, en particulier celle des cuisses plus grossière que chez *Dimorphognathus africanus* (fig. 4) dont les jeunes lui ressemblent beaucoup extérieurement.

rent mais non anguleux. Région loréale concave. Tête plus longue que large. Narines à peine plus près du bout du museau que de l'œil. Tympan peu visible, mesurant la moitié du diamètre oculaire. Espace interorbitaire plus grand que la largeur d'une paupière supérieure.

Doigts terminés par des petits disques qui ont à peu près le même diamètre que ceux des orteils. Palmure postérieure faiblement développée, laissant libres au quatrième orteil 4 phalanges ou au moins trois trois-quart (fig. 2). Un tubercule métatarsien interne allongé, mesurant la moitié ou un plus de la moitié du premier orteil. Un tubercule métatarsien externe petit, ovoïde, plus proche du tubercule métatarsien interne que du tubercule tarsien (3e tubercule pédieux). Celui-ci, petit, est prolongé par une arête en forme de virgule en direction du tubercule métatarsien interne.

Fig. 2.
Pied de *Phrynobatrachus ogoensis* Boul. (à gauche) et de *Phrynobatrachus werneri hylaios* Perret (à droite) montrant le développement de la palmure.

L'articulation tibio-tarsienne atteint le milieu de l'œil.

Peau lisse sur la tête et le haut du dos, parsemée de petites verrues mousses sur le bas du dos et les côtés. Ventre, poitrine et membres lisses dessous tandis que la gorge est couverte de verru-cosités chez le ♂ (holotype) et lisse chez la ♀ (paratype). Ces petites verrues gulaires du ♂, vues à la loupe, apparaissent claires sur fond noir; elles sont peu visibles à l'œil nu. Plis en) (, caractéristique du genre, présents. Ils commencent derrière l'œil et, s'étendent sur le tiers du dos environ.

Coloration: Dos gris-brun avec une barre foncée surlignée de clair entre les yeux (comme chez beaucoup d'autres espèces du genre) et une autre tache entre les plis glandulaires en) (. Côté de la tête brun foncé; cette coloration sombre, limitée en arrière par le pli postoculaire, se termine en pointe sous le bras comme chez *plicatus* et *batesi* (fig. 3), mais en moins vif. Membres avec des barres foncées dessus. Lèvres foncées, plus ou moins tachetées de blanc. L'alternance de taches claires et foncées sur la mandibule est une ornementation qui se retrouve chez plusieurs espèces de *Phrynobatrachus* et chez *Dimorphognathus africanus* (fig. 4). Gorge, poitrine et une bonne partie du ventre tacheté (♀♀) ou envahi (♂♂) de brun violacé (fig. 1). A part une faible zone supérieure claire, les cuisses sont assez grossièrement tachetées de

foncé (pigmentation moins étendue, plus périphérique et plus fine chez *werneri werneri*). Tibias tachetés sur leur pourtour.

FIG. 3.

Phrynobatrachus batesi (Boul.). 1/1.

A gauche ♂, à droite ♀, face ventrale montrant la pigmentation spécifique. Les cuisses immaculées permettent de distinguer cette espèce des autres *Phrynobatrachus* forestiers du Cameroun.

Mensurations en mm

	Holotype ♂	Paratype ♀	moyenne ♂♂ et ♀♀
Longueur corps	21	21,5	21
» tête	8	9	8,75
Largeur tête	7	7	7
Espace interorbitaire	2	2	
Largeur paupière supérieure	1,5	1,5	
Diamètre œil	2,8	3	
» tympan	1,5	1,5	
Longueur main	5,6	6	
» cuisse	9	10,3	
» tibia	10	10,8	10,3
» pied	14,7	15,5	
Largeur tibia	3	3	2,9

Phrynobatrachus werneri hylaios est une forme répandue dans les marigots de la région forestière du sud Cameroun. Elle vit sur le sol humide où règne constamment une demi-obscurité à cause de la luxuriance de la végétation. A toute heure du jour ou de la nuit, on entend le faible cri des ♂♂ rappelant plus des vibrations d'élytres qu'un chant de batracien, un bruit de crécelle très atténué. Dans le même biotope se trouve *Dimorphognathus africanus* dont le cri, un « crouââ » nasillard, beaucoup plus sonore s'entend de temps à autre.

Fig. 4.
Dimorphognathus africanus (Hallowell). 1/1.
A part les pseudo-dents mandibulaires, cette espèce a tout à fait le faciès d'un *Phrynobatrachus*. Elle vit à côté d'*hylaios*.

Je décris *Phrynobatrachus werneri hylaios* après l'avoir observé pendant plus de quatre ans. J'ai d'abord cru avoir affaire à *ogoensis* Boul. décrit du Gabon voisin mais qui possède une palmure nettement plus développée, (fig. 2); puis à de jeunes *batesi* (Boul.) qui pourraient être facilement confondus, mais qui diffèrent par leurs cuisses immaculées inférieurement (fig. 3). La forme adulte de *batesi* (30 mm) étant en outre notablement plus grande que celle d'*hylaios* (21 mm). Enfin, j'ai capturé en savane et en forêt élevée la forme typique *werneri werneri* qui vivante, se distingue très nettement d'*hylaios* tout en paraissant être en relation subspécifique avec lui.

Parmi les formes voisines par la taille et la palmure réduite, les types de *graueri* (Nieden), *brevipalmatus* (Ahl) et *gutturosus* Chabanaud ont pu être comparés à *hylaios* et trouvés distincts. Enfin, *dispar* (Boulenger) a été signalé dans le groupe des espèces à glandes fémorales, absentes chez *hylaios*.

Hyperolius mosaicus n. sp.

Holotype: 1 ♀ Ngam/Sangmelima, Cameroun; alt. 710 m, forêt. Capturé le 10.3.1959. Muséum de Genève n° 965.12.

Paratypes: 1 ♀ et 8 ♂♂, Muséum de Genève n° 965.13 à 965.21. Capturés en octobre 1958 et en mars 1959.

Diagnose: Espèce de taille moyenne (24-27 mm de long.); un quart palmée entre les troisième et quatrième doigts, deux tiers palmée entre les quatrième et cinquième orteils; caractérisée par une coloration dorsale sombre, brun olivâtre ornée de zones ocres semées de perles blanches émaillées. Dessous jaune vif sauf les pieds, les mains qui sont noirs ainsi qu'une tache anale et une bande sous-mandibulaire. Livrées des ♂♂ et des ♀♀ identiques (fig. 5).

Description: Museau arrondi dépassant très peu la mâchoire inférieure. *Canthus rostralis* obtus et légèrement incurvé. Région loréale légèrement concave. Tête aussi longue que large (la longueur mesurée du museau à l'angulaire). Palmure des mains, entre le troisième et le quatrième doigt, s'étendant jusqu'au premier tubercule sous-articulaire du troisième doigt et, par une frange, jusqu'à la base du disque du quatrième doigt. La palmure du pied, au troisième orteil du côté externe, atteint presque la base du disque (soit 1 phalange libre); au quatrième orteil, du côté interne elle arrive entre les deux tubercules sous-articulaires distaux (soit 2,5 phalanges libres); du côté externe, elle atteint le tubercule distal (soit 2 phalanges libres); enfin au cinquième orteil, elle s'étend presque jusqu'au disque terminal (soit 1 phalange libre).

Coloration (en vie): Parties supérieures avec un fond brun olivâtre, les palmures des mains et des pieds noires, l'extrémités des doigts et des orteils, particulièrement les disques terminaux, jaunes. Un triangle céphalique, deux zones arrondies scapulaires paramédianes et une large zone dorsale jaune ocre se détachent

du fond et sont plus ou moins semées de perles blanches émaillées. Le nombre et la grosseur des perles varient; elles sont rares ou font défaut sur la tête. Chez un paratype tout le dos est envahi de perles; chez un autre, au contraire, on ne compte qu'une seule perle dans toute la région scapulaire (fig. 5). Parties inférieures d'un jaune vif sauf les mains et les pieds qui sont noirs jusqu'au niveau de la palmure, les extrémités des doigts et des orteils étant

Fig. 5.
Hyperolius mosaicus n. sp. 4/3.
Variation de la livrée chez 3 ♂♂ et 1 ♀. Fond brun olive; perles blanches émaillées dans des taches ocre.

jaunes. Il y a encore des petites bandes ou des taches noires à la périphérie des tibias et des cuisses, notamment une forte tache subanale et enfin une zone marginale sous-mandibulaire (fig. 6).

Mensurations en mm

	Holotype	Paratypes								
	♀	♀ juv.	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂
Corps (museau entrejambe) .	27	22	24	24	24,3	24,5	24	23	22,7	23,5
Largeur tête . .	10	9	9,5	9,5	9	9	8,5	8,5	9	8,2
Longueur tête .	10	9	9,5	9,5	9	9	8,5	8,5	9	8,2
Espace interorbitaire	4	3	4	4	4	4	4	3,5	3,8	3,5
Largeur paupière supérieure . .	2	1,7	2	2	2	2	2	2	2	2
Diamètre de l'œil	4	3	4	3,8	4	4	4	3,8	3,7	3,5
Longueur main .	7	6,5	7	7	6,7	7	7	6,5	6,5	6,5
» cuisse .	12	10	11	11,7	11	10,8	11,5	10,5	10,5	10,5
» tibia .	12,7	12	12	12,5	11,5	11,3	12	11	11,2	11
» pied .	18	16	17	16,5	16	16	16	15,5	15,8	15,8
Largeur tibia . .	4	3	3,5	3,8	3,5	3,2	3,3	3	3,2	3,5

Variation de la coloration: Observé de nuit, *Hyperolius mosaicus* apparaît jaune olivâtre translucide. Dans l'alcool, la coloration de fond n'est plus uniforme chez l'holotype et quelques paratypes qui sont bruns tachetés de noir. Les taches sont petites, arrondies, les plus nettes sur les tibias.

Peau: La peau chez l'animal en vie est régulièrement verruqueuse dorsalement tandis qu'elle est lisse sous le corps. Elle peut devenir plus ou moins lisse dans le liquide conservateur.

Tympan: Il est à peine distinct chez l'holotype, invisible chez la plupart des paratypes.

Discussion

Trois exemplaires de l'espèce décrite ici, considérés comme des *Hyperolius acutirostris* Peters 1875, se trouvent dans les collections du British Museum. Ils ont été capturés par G. L. Bates, à Bitye, localité située à 50 km à l'est de Ngam/Sangmelima. Laurent, (1958, *Mém. I.F.A.N.* 53: 278, pl. 1, figs 2 et 3) étudie

FIG. 6.
Hyperolius mosaicus n. sp. 4/3.
Face ventrale, ♂ et ♀, montrant la curieuse mélanisation périphérique. Fond jaune vif.

ces spécimens en comparaison avec son *H. zonatus* en maintenant leur attribution à *acutirostris*. Or, la description d'*acutirostrsi* n'autorise pas cette détermination comme le montre les comparaisons suivantes:

acutirostris Peters	*mosaicus* n. sp.
a) *(description originale)*	
Museau pointu.	Museau arrondi
Dessus gris-bleu; vu à la loupe, ponctué de bleu avec un réseau noir (donc sur fond noir).	Dessus brun olivâtre; vu à la loupe, ponctué de noir sur fond jaunâtre.
Lèvres supérieures à bord blanc.	Lèvres supérieures à bord brun.
Une tache blanche au talon, au coude et au menton.	Pas de tache blanche au talon, au coude et au menton.
b) (*description de* AHL, 1931)	
Canthus rostralis aigu, droit	Canthus rostralis mousse, incurvé.
Une raie noire sub-canthale.	Pas de raie noire sub-canthale.

A mon avis, le type d'*acutirostris* suggère un jeune *c. concolor* (Hallowell) ayant la livrée masculine en métamorphose. (Cf. LAURENT 1958, *loc. cit.*).

Le type d'*acutirostris*, demandé à Berlin, s'avère perdu. *Rappia acutirostris* Despax 1911 nec Peters, conservé au Museum de Paris, est un exemplaire de *Hyperolius cinnamomeoventris* Bocage (détermination Laurent). *Hyperolius acutirostris* Noble 1924 nec Peters n'est autre que *Hyperolius tuberculatus* Mocquard qui est une bonne espèce, bien connue actuellement. Les citations antérieures de l'appelation *acutirostris*, relevées par Noble doivent se rapporter à l'une ou à l'autre des espèces discutées ici.

Biotope

Hyperolius mosaicus a certainement échappé à l'observation à cause de ses habitudes: il vit constamment sur de gros arbres où il se nourrit, pont et se reproduit sans descendre obligatoirement au sol. Comme les trous et les cavités pouvant conserver l'eau de pluis sont moins rares vers le bas du tronc qu'en hauteur, particulièrement chez les essences à contreforts ailés, on peut y rencontrer des rassemblements de cette petite rainette à l'apparition des premières pluies. Ce biotope est également celui d'*Acanthixalus spinosus* (Buchholz et Peters) que j'ai bien observé ces dernières années.

Biologie

La ponte de une a deux dizaines d'œufs est déposée dans une masse gélatineuse transparente, collée au tronc juste au-dessus du niveau de l'eau. L'incubation dure de 13 à 20 jours. Les larves tombées à l'eau se nourrissent de débris végétaux morts, de larves d'insectes et des cadavres de leur propre espèce. La métamorphose dure environ trois mois coïncidant avec la saison des pluies. La fin de celles-ci entraînant souvent l'assèchement du trou.

Le têtard est robuste, à tête large et queue bien musclée. La nageoire dorsale qui ne dépasse pas beaucoup le corps en hauteur a des bords subparallèles et se termine assez brusquement. Il est régulièrement pigmenté sauf au ventre: le corps est sombre, la queue plus claire. Le bec est finement denticulé; la formule dentaire, $\frac{1}{1 + \frac{1}{2}}$ est constante. Je donne, à la suite un tableau résumant la croissance du têtard.

Longueur totale	Longueur tête	Longueur queue	Membres postérieurs	membres antérieurs
16	6,8	9,2	—	—
18	7	11	—	—
28	11	17	1,7	—
32	13	19	3,5	—
38	14	24	2	—
36	19	17	10	—
35	12	22	16	—
24	13	11	17	9
16	11	6	15	8

Chant

Hyperolius mosaicus émet un ou plusieurs petits coups de sifflet de tonalité moyenne: « ou-uh... ou-uh » qui ne portent pas très loin. Tous les *Hyperolius* ont un cri flûté plus ou moins sonore. Il faut une oreille très exercée pour distinguer les espèces du genre simplement d'après le timbre. A côté de *mosaicus*, on peut trouver communément, perchés à faible hauteur, *ocellatus guttatus*, *steindachneri pardalis*, *cinnamomeoventris*, *tuberculatus*, *platyceps lombaris*.

Tome 66, nº 31. — Décembre 1959.

Le genre Laphyragogus Kohl *(Hym. Sphecid.)*

par

Jacques de BEAUMONT

Musée zoologique de Lausanne.

Avec 16 figures dans le texte.

Kohl a fondé le genre *Laphyragogus* (1889) sur une ♀ d'Egypte, *L. pictus* Kohl; en 1896, il a donné une description plus détaillée de ce genre, qu'il place dans son groupe de *Larra*; il indique que *Leianthrena* Bingham, de l'Inde, avec l'espèce *kohli* Bingh., est probablement très voisin. Morice (1911) cite *L. pictus* de Biskra. Les Mochi sen. et jun. (1938) donnent une description détaillée, accompagnée d'excellents dessins, de 3 ♀ et 2 ♂ d'Egypte qu'ils rattachent à la même espèce. En 1952, Gussakovskij décrit une nouvelle espèce, *L. turanicus*, de l'Asie centrale; il admet, ce qu'avait déjà supposé Pate (1937) que *Leianthrena* est synonyme de *Laphyragogus*. J'ai signalé en 1957 qu'il existe probablement plusieurs espèces en Afrique du nord et, en 1958, j'en ai décrit une, d'après un seul ♂: *L. ajjer*. Telles sont les données bibliographiques concernant ce genre qui sont venues à ma connaissance.

Dans ce petit travail, je désire surtout consigner les observations que j'ai faites jusqu'à présent sur les espèces qui habitent l'Afrique du nord et la Méditerranée orientale; je donne de brèves indications sur les autres espèces. Les diagnoses de Kohl et les très importants compléments apportés par le travail des Mochi me dispensent de donner une description générique. De même je ne désire pas discuter la position systématique du genre; la place que lui a assignée Kohl, au voisinage de *Dinetus* Jur., parmi les Larrinae, me paraît logique.

Comme on le verra, les ♂ sont faciles à déterminer; ils présentent en effet sur les antennes et les derniers segments abdominaux des caractères sexuels très différenciés. Les ♀, par contre, sont de structure très homogène et je n'ai trouvé, pour distinguer les espèces, que quelques caractères de coloration et de sculpture; ceux là seuls seront pris en considération dans les descriptions.

On ne connaît à peu près rien de l'éthologie de ces insectes. Les diverses espèces nord-africaines ont été récoltées dans la région saharienne ou en bordure de celle-ci; la coloration et la morphologie, en particulier le peigne extraordinairement développé de la ♀, indiquent qu'elles sont essentiellement liées aux sols sableux.

Je remercie vivement les collègues qui, en mettant du matériel à ma disposition, m'ont permis de mener à bien ce travail: le Dr H. Bytinski-Salz et M. P. M. F. Verhorff m'ont confié les spécimens qu'ils ont récoltés en Israël; MM. R. M. Naef, A. Mochi jun., W. J. Pulawski et P. Roth m'ont soumis leur matériel nord-africain; M. E. Taylor m'a communiqué les exemplaires de la collection Morice et M. I. H. H. Yarrow des individus conservés au British Museum.

Ma reconnaissance va à Mlle D. Petitpierre qui a exécuté les dessins qui illustrent ce travail. Les figures représentant les derniers sternites ont été particulièrement difficiles à réaliser et une certaine interprétation a été indispensable, en particulier en ce qui concerne la pilosité.

Laphyragogus pictus Kohl

Laphyragogus pictus Kohl 1889, p. 190, T. 8, fig. 6, 7, 11, 21, ♀.
Laphyragogus pictus Mochi 1938, p. 233, T. 12, ♂ ♀ (pro parte).

Coloration.

♀. Individus d'Egypte. Sont d'un jaune blanchâtre sur la tête et le thorax: une tache plus ou moins développée sur le clypéus, en occupant toute la surface chez un individu, deux petites taches au collare, une partie des tubercules huméraux, deux petites taches (rarement absentes) sur le haut des mésopleures, une tache (rarement absente) aux angles antérieurs du mésonotum, les tegulae, une bande plus ou moins large au bord postérieur du scutellum,

s'élargissant parfois sur les côtés, le postscutellum, une tache à la partie postérieure des faces latérales du propodéum et, chez 4 individus, des taches de l'aire dorsale, le long de ses bords latéraux. Abdomen ferrugineux; sa face dorsale avec de larges bandes d'un jaune blanchâtre (d'un jaune plus vif chez quelques individus, probablement décolorés post mortem) au bord postérieur des tergites 1-3, occupant presque toute la surface des tergites 4 et 5; sauf chez les plus grands spécimens, la couleur ferrugineuse des tergites 2-4 passe au noirâtre sur les côtés. Mandibules jaunes à pointe foncée; antennes entièrement noires; hanches et trochanters noirs; fémurs noirs, ceux des deux premières paires avec une grande tache blanchâtre en dessous, ceux de la troisième paire en partie jaunes et ferrugineux; tibias blanchâtres à la base, leur extrémité et les tarses d'un ferrugineux jaunâtre. Ailes hyalines.

♀. Individus d'Israël. Les 3 ♀ de Bat Jam ont les dessins jaunes un peu réduits; par contre la ♀ de Herzliah Dunes a des dessins jaunes plus développés, comprenant entre autres: le clypéus en entier, une grande partie du pronotum, des taches plus grandes aux mésopleures, au mésonotum, au propodéum, le scutellum, sauf une tache noire médiane; une partie des hanches et des trochanters est jaune, les fémurs 3 le sont presque entièrement.

♀. Individus du Maroc. Des 3 ♀ capturées à Imiter, 2 sont de très grande taille pour l'espèce (10 mm.); elles ont les dessins clairs de la tête et du thorax peu développés; comme chez les plus grandes ♀ égyptiennes, les tergites ne montrent pas de zones noirâtres; les bandes blanchâtres sont étroites, interrompues ou fortement rétrécies sur les deux premiers tergites. La 3e ♀, de petite taille, est encore plus foncée; son clypéus est noir; son thorax n'est taché qu'au scutellum et au postscutellum; ses tergites sont noirâtres sur les côtés; ses fémurs sont presque entièrement noirs.

♂. Tête noire; thorax noir avec les tegulae et, chez la plupart des individus, une tache au postscutellum d'un jaune blanchâtre. Couleur de l'abdomen variable, peut être modifiée dans certains cas post mortem, difficile à décrire, car la limite des teintes est imprécise; les deux premiers tergites avec une très large bande, généralement d'un jaune blanchâtre, leur base ferrugineuse et plus ou moins noire; les tergites suivants peuvent aussi avoir des bandes blanchâtres, mais ils sont généralement plus ou moins envahis par du jaune ferrugineux; sternites ferrugineux comme chez la ♀. Man-

dibules plus ou moins jaunes; taches jaunes des fémurs réduites; tibias plus ou moins tachés de noirâtre; antennes noires.

Morphologie.

♀. 8-10 mm. Sur les mésopleures, la partie antérieure (en avant de la suture épisternale) montre une ponctuation espacée, mais nette, la partie supérieure n'est pas très brillante; face dorsale du propodéum assez régulièrement réticulée sur fond brillant; 6e tergite avec une striation longitudinale irrégulière, assez fine, son extrémité très fréquemment un peu échancrée.

♂. 6,5-9 mm. Le 4e article des antennes est relativement peu courbé (fig. 11). Le 7e tergite, brillant, irrégulièrement sculpté, se rétrécit plus ou moins brusquement près de son extrémité et se termine par une pointe étroite (fig. 8). Le bord postérieur du 3e sternite montre de chaque côté un très faible tubercule; le bord postérieur du 4e sternite présente au milieu un faible tubercule; le bord postérieur du 6e sternite est muni d'un faible bourrelet, interrompu au milieu, ne montrant sur les côtés que quelques poils dressés isolés; ces gibbosités disparaissent presque complètement chez les petits individus (croissance dysharmonique). Le 7e sternite (fig. 2) fortement concave sur les côtés, est parcouru sur sa ligne médiane par une carène très tranchante; vue de profil (fig. 5), cette carène apparaît sinueuse; l'extrémité du segment est munie d'une rangée de poils courbés qui forment une sorte de couronne; 8e sternite en forme de lobe étroit, assez pointu à l'extrémité, garni de soies dressées.

Remarques.

Le ♂ se reconnait à ses caractères sexuels, en particulier la forme du 7e tergite et la carène surélevée du 7e sternite. La ♀ se distingue des deux espèces suivantes par ses ailes entièrement hyalines et par le fait qu'ayant les dessins clairs du thorax en général bien développés, son clypéus est très rarement entièrement jaune et ses antennes toujours noires.

Je n'ai pas examiné le type de l'espèce qui, d'après Kohl, doit se trouver au Muséum de Berlin [1]; la taille indiquée pour ce spéci-

[1] Lors d'un récent voyage à Berlin, le Dr H. Bytinski-Salz a vérifié, en le comparant à un spécimen que je lui avais envoyé, l'identité du type *L. pictus* Kohl.

men, ainsi que la description de sa coloration ne laissent guère de doutes sur son identité. Le plus petit des deux ♂ et la plus petite des trois ♀ décrits par les Mochi se rattachent certainement à cette espèce.

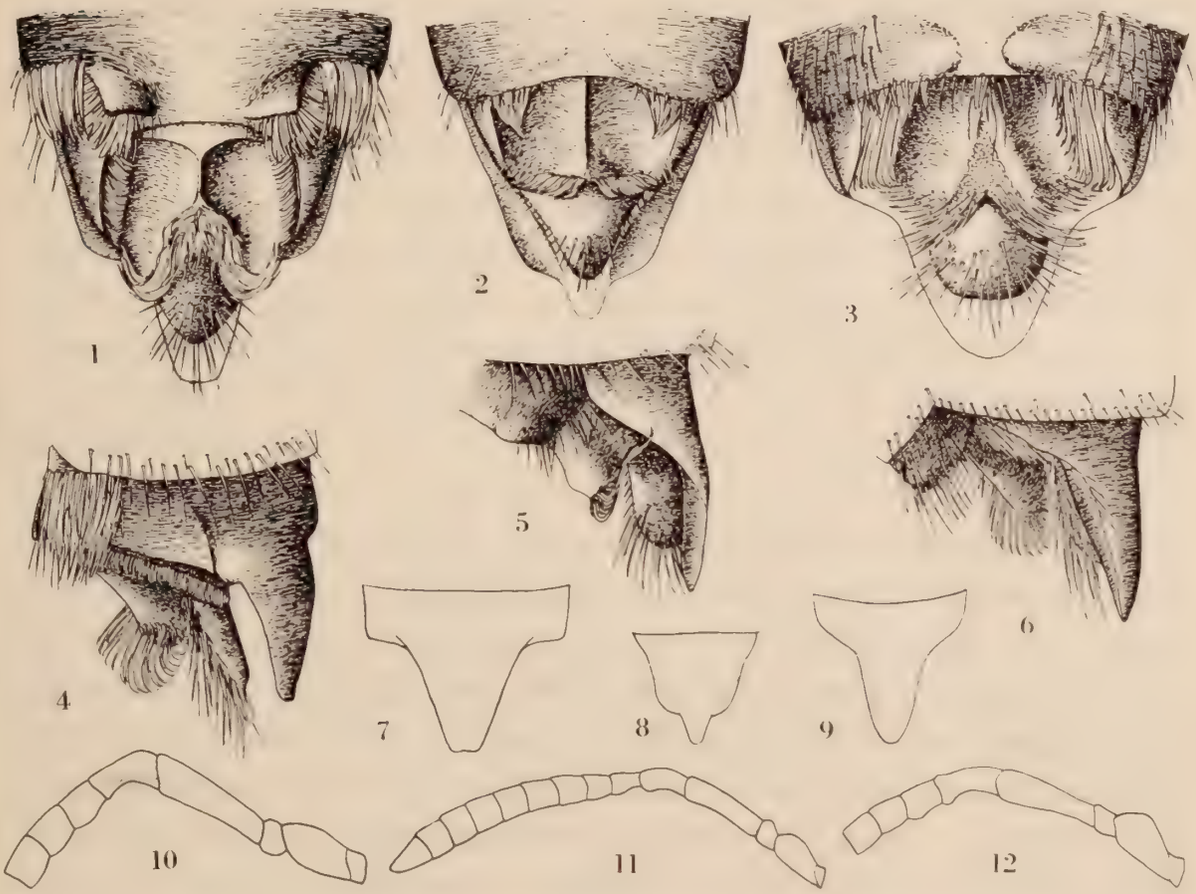

Fig. 1 à 12.
Laphyragogus ♂.

Fig. 1: *pectinatus*, derniers sternites. — Fig. 2: *pictus*, id. — Fig. 3: *visnagae*, id. — Fig. 4: *pectinatus*, extrémité de l'abdomen. — Fig. 5: *pictus*, id. — Fig. 6: *visnagae*, id. — Fig. 7: *pectinatus*, 7e tergite. — Fig. 8: *pictus*, id. — Fig. 9: *visnagae*, id. — Fig. 10: *pectinatus*, antenne. — Fig. 11: *pictus*, id. — Fig. 12: *visnagae*, id.

Individus examinés.

Egypte: Gebel Asfar, 3 VII 38, 1 ♀; Kah Faruk, 30 IV 39, 1 ♂ (Mochi sen. leg., après la publication du travail de 1938); Gizeh et Dahschour, 25 IV-20 V 58, 16 ♂ 14 ♀ (Pulawski leg.); Sidi Abd el Rahman, 5 VII 58, 1 ♂ (Mochi jun. leg.). Israël: Bat Jam, Herzliah Dunes, Gvulot, V, VI et X, 10 ♂ 4♀ (Bytinski-Salz et Verhoeff leg.). Maroc: Imiter (entre Ksar es Souk et Ouarzazate) 6 VI 47, 3 ♀ (de Beaumont et Naef leg.).

Laphyragogus pectinatus n. sp.

Laphyragogus pictus Mochi 1938, p. 223, T. 12, ♂ ♀ (pro parte).

Coloration.

♀. Clypéus entièrement ou en grande partie ferrugineux; écusson frontal ferrugineux chez 2 individus sur 6; deux petites taches claires au collare; tubercules huméraux d'un jaune ferrugineux; tegulae et postscutellum blanchâtres; bord postérieur du scutellum plus ou moins ferrugineux; de petites taches ferrugineuses sur les faces latérales du propodéum chez 3 individus. Sur la face dorsale de l'abdomen, la couleur ferrugineuse est restreinte à la base du 1er tergite, à d'étroites bandes à la base des tergites suivants et au 6e tergite; les bandes basales des tergites 3 et 4 émettent parfois deux prolongements qui tendent à diviser en trois parties les bandes claires; ces dernières sont d'un jaune plus ou moins blanchâtre; sternites ferrugineux. Mandibules jaunes à pointe ferrugineuse et noire; scapes plus ou moins teintés de ferrugineux jaunâtre; face inférieure des 2e et 3e articles plus ou moins ferrugineuse. Hanches noires, plus ou moins ferrugineuses à l'extrémité; trochanters plus ou moins ferrugineux; fémurs ferrugineux, ceux des deux premières paires plus ou moins noircis à la base, ceux de la première paire avec une tache blanchâtre à l'apex de leur face inférieure; tibias et tarses jaunes et ferrugineux. Partie médiane de l'aile antérieure légèrement teintée de jaunâtre.

♂. Tête et thorax noirs; seules sont blanchâtres les tegulae et une tache au postscutellum. Abdomen semblable à celui de la ♀, mais le 6e tergite coloré comme le 5e, le 7e jaune blanchâtre à la base, ferrugineux à l'extrémité. Mandibules noires; antennes noires, la face inférieure du 4e article ferrugineuse. Pattes et ailes comme chez la ♀.

Morphologie.

♀. 11-13 mm. Sur les mésopleures, la partie antérieure montre une ponctuation plus fine et plus espacée que chez *pictus*, la partie médiane est beaucoup moins réticulée, la partie supérieure très brillante; la face dorsale du propodéum est moins régulièrement réticulée sur un fond très nettement microsculpté; le 6e tergite montre une aire dorsale plus nettement individualisée par des

carènes latérales que chez *pictus* ou *visnagae*; cette aire, brillante, est plus ou moins ponctuée et striée à la base, lisse à l'extrémité, qui est tronquée ou très légèrement échancrée.

♂. 10-11,5 mm. Le 4e article des antennes est fortement courbé (fig. 10). C'est près de sa base que le 7e tergite est denté (fig. 7), les dents pouvant parfois être cachées sous l'extrémité du 6e tergite. Les tubercules latéraux du 3e sternite et le tubercule médian du 4e sternite sont un peu plus développés que chez *pictus*; le 6e sternite montre de chaque côté un fort tubercule pointu; entre celui-ci et le bord latéral du segment se voit une très dense pilosité dressée (fig. 1); la carène médiane du 7e sternite apparaît à peu près rectiligne lorsqu'on l'examine de profil (fig. 4); l'extrémité du 7e sternite est beaucoup plus densément velue que chez *pictus*; le 8e sternite est plus aplati, plus arrondi à l'extrémité et plus poilu.

Remarques.

Le ♂ se reconnaît à ses caractères sexuels, en particulier la forme des antennes et du 7e tergite, les tubercules du 6e sternite. La ♀ se distingue des deux espèces voisines par la taille plus grande, la sculpture du propodéum et de la partie supérieure des mésopleures; son scutellum ne semble jamais être taché de jaune, tandis qu'il l'est généralement chez les deux autres.

Il me paraît à peu près certain que les deux plus grandes ♀ et le plus grand ♂ décrits par les Mochi appartiennent à cette espèce; il faut cependant noter que les ♀, d'après la description, ont un abdomen plus clair que celles que j'ai examinées et que le clypéus et le premier article des antennes sont jaunes et non ferrugineux.

Individus examinés.

Israël (Negev): Revivim, 11-12 V, 2 ♂, Asluj, 3 VI 45, 2 ♂, 17 km. S. of Beersheba, 24 V, 1 ♀ (Bytinski-Salz leg.). Egypte: Koubbeh, 4 et 5 V 96, 2 ♀ (Morice leg., Mus. Oxford). Tripolitaine: Tigi, 4 VI 57, 1 ♀ (Guichard leg., British Museum). Algérie: Biskra, 5 VI 98, 1 ♀ (Morice leg., Mus. Oxford), 5 VI 49, 1 ♀ (Roth leg.). Les individus de la collection Morice ont été cités comme *pictus* Kohl.

Type ♂, Revivim et allotype ♀, 17 km. S. of Beersheba (coll. mea).

Laphyragogus visnagae n. sp.

Coloration.

♀. Les dessins de la tête et du thorax sont d'un jaune assez pâle, mais ne devenant blanchâtre que sur le clypéus et le postscutellum; ils sont d'extension extrêmement variable. Le clypéus est toujours entièrement clair, l'écusson frontal l'est souvent aussi (jaune ou ferrugineux); chez l'individu le plus taché, sont encore claires: deux taches sur le bas de la face, touchant le clypéus, une fine strie en avant de l'ocelle antérieur, deux petites taches en arrière des ocelles postérieurs, une partie de la région occipitale. Chez l'individu le plus foncé, les parties jaunes du thorax comprennent: de petites taches au pronotum, les tubercules huméraux, des traces au bord postérieur du scutellum et du postscutellum, d'assez grandes taches à la partie postérieure des faces latérales du propodéum; sont jaunes chez l'individu le plus clair: tout le pronotum, d'assez grandes taches aux angles antérieurs du mésonotum, le scutellum, les mésopleures (sauf l'aire épicnémiale), les métapleures et le propodéum, à l'exception d'une zone basale triangulaire noire, qui n'occupe qu'une partie de l'aire dorsale. La coloration de l'abdomen est très variable aussi; la partie basale des tergites est noirâtre chez les individus les plus foncés, ferrugineuse chez les plus clairs, avec tous les intermédiaires; les bandes apicales sont blanchâtres, de largeur variable, mais jamais très étroites; celles des premiers tergites ne sont pas nettement limitées à la base; face ventrale de l'abdomen ferrugineuse, plus ou moins teintée de jaune sur les premiers sternites. Mandibules jaunes à pointe foncée; scapes jaunes, souvent avec une tache brune à la face interne; 2e article jaune ou ferrugineux, le 3e rarement (individu de Tata) un peu ferrugineux à la base. Chez les individus les plus clairs, les pattes sont jaunes, seulement tachées de noir aux hanches 1 et 2; chez les plus foncés les hanches sont plus fortement obscurcies, et il peut apparaître des taches brunâtres aux trochanters et à la base des fémurs 1 et 2. Une zone jaunâtre au milieu de l'aile antérieure.

♂. Tête noire avec le clypéus en partie ferrugineux foncé. Chez l'individu le plus foncé, le thorax est noir avec les tegulae jaunes, les tubercules huméraux jaunâtres et des taches jaunes sur la partie postérieure des faces latérales du propodéum; de plus, chez les spécimens les plus clairs, le postscutellum est blanchâtre,

le scutellum montre une étroite bande jaune à son bord postérieur et il y a de petites taches jaunes au prothorax et aux mésopleures. Chez le spécimen le plus clair, l'abdomen est blanchâtre, avec l'extrême base des premiers tergites, les dépressions terminales et les derniers sternites ferrugineux; chez le plus foncé, la couleur ferrugineuse est plus étendue, en particulier sur les derniers tergites. Mandibules jaunes, obscurcies à la base et à l'apex; antennes noires avec une tache jaune à l'extrémité des scapes; pattes et ailes comme chez la ♀.

Morphologie.

♀. 9-10 mm. Sur les mésopleures, la partie antérieure (en avant des sutures épisternales) n'est pas ponctuée, la partie supérieure n'est pas très brillante; face dorsale du propodéum un peu moins nettement réticulée que chez *pictus*, sur fond brillant; le 6e tergite montre une striation longitudinale plus forte que chez *pictus* ou *pectinatus*, souvent avec une carène plus ou moins médiane, plus élevée que les autres; son extrémité est tronquée ou arrondie; la ponctuation, en dessus des ocelles et jusqu'au vertex, est en moyenne moins dense que chez *pictus*; la pilosité couchée de la face est moins dense, la pilosité dressée, en particulier sur le vertex, plus courte; on peut remarquer encore que la petite crête longitudinale située entre les antennes, et qui aboutit dans le haut à une fossette, est parcourue par une fine ligne enfoncée que l'on ne voit pas chez les deux autres espèces.

♂. 8 mm. Le 4e article des antennes est relativement peu courbé (fig. 12). Le 7e tergite se rétrécit moins brusquement que chez les deux espèces précédentes (fig. 9). Tubercules des sternites 3 et 4 peu développés; sur le 6e sternite, le bourrelet terminal, interrompu au milieu, est un peu plus développé que chez *pictus* et plus velu sur les côtés (fig. 3); la partie médiane surélevée du 7e sternite ne forme pas une carène tranchante, mais une zone en triangle allongé, légèrement déprimée sur sa surface; l'extrémité du segment est nettement échancrée et fortement velue; l'extrémité du 8e sternite est arrondie.

Remarques.

Le ♂ se reconnaît à ses caractères sexuels, en particulier la forme du 7e tergite et de la partie surélevée du 7e sternite. La ♀ se distingue

à ses mésopleures non ponctuées dans leur partie antérieure et à sa pilosité courte; sa coloration est très variable, mais l'on peut dire que ses pattes sont rarement (et jamais nettement) tachées de noir à la base des fémurs et que son clypéus et ses scapes sont jaunes.

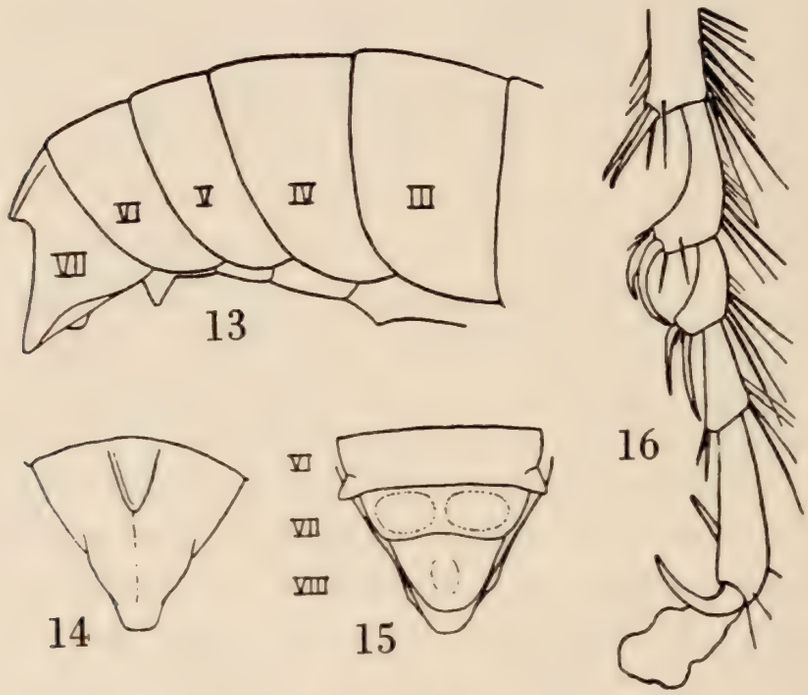

Fig. 13 à 16.
Laphyragogus ajjer ♂.
Fig. 13: abdomen de profil. — Fig. 14: 7e tergite. — Fig. 15: derniers sternites. — Fig. 16: tarse 2.

Individus examinés.

Algérie: Biskra 25-30 V 48, 2 ♂ 14 ♀ (de Beaumont leg.), 1 ♂ 9 ♀ (Naef leg.), 1 ♀ (Roth leg.), récoltés sur *Ammi visnaga*. Maroc: Imiter, 8 VI 47, 1♀ (de Beaumont leg.); Tata, IV 47, 1 ♀ (Berland leg., Muséum Paris).

Type ♂ et allotype ♀: Biskra (coll. mea).

Laphyragogus ajjer Beaum.

Laphyragogus ajjer de Beaumont 1958, p. 63, fig. 1-4, ♂.

Le seul ♂ connu de cette espèce (Tassili des Ajjer, Mus. Paris) est bien différent de celui des trois espèces; il s'en distingue en particulier par la tête et le thorax plus fortement tachés de jaune, le 4e article des antennes non courbé, régulièrement cylindrique,

les articles 2 et 3 des tarses 2 courbés (fig. 16), la partie antérieure du mésosternum non déprimée entre les sutures épisternales, le 7e tergite avec une plateforme surélevée à la base (fig. 13 et 14), la structure des derniers sternites (fig. 15), la sculpture, etc. Je reproduis ici les dessins accompagnant la description originale.

Laphyragogus turanicus Gussak.

Laphyragogus turanicus Gussakovskij 1952, p. 227, fig. 17-19, ♂ ♀.

L'espèce provient du Tadjikistan. La longue description et les figures qui l'accompagnent montrent qu'elle est très voisine de *pictus*, *picturatus* et *visnagae*. Elle s'en distingue à première vue par une coloration beaucoup plus claire; le corps est presque entièrement jaune.

Laphyragogus kohli Bing.

Leianthrena Kohlii Bingham in Kohl 1896, p. 381, fig. 50-51, ♂ ♀.
Lianthrena Kohlii Bingham 1897, p. 213, fig. 51, ♂ ♀.

Pate (1937) suppose et Gussakovskij (1952) admet que le genre *Leianthrena* Bing. est un simple synonyme de *Laphyragogus*. A lire la description, on ne découvre en effet aucun caractère distinctif, et j'admets bien volontiers cette identité.

L. kohli provient du Punjab. J'ai reçu à l'examen du British Museum, déterminés *kohli*, 1 ♂ et 1 ♀ de Deesa (province de Bombay, Nurse leg.). Si cette identification est exacte, l'espèce est morphologiquement très voisine de celles de l'Afrique du nord; sa coloration presque entièrement jaune la rapproche de *turanicus*. Il serait intéressant de pouvoir comparer des spécimens originaux de *kohli* à des exemplaires de *turanicus*.

Laphyragogus spp.

J'ai reçu à l'examen du British Museum 3 ♀ (l'une sans tête) provenant de l'île Perim, dans le golfe d'Aden. Elles pourraient bien appartenir à une espèce inédite, mais qu'il n'est pas désirable

de décrire sans connaître le ♂. Du British Museum également, une ♀ étiquetée « Africa » pourrait aussi appartenir à une espèce nouvelle; d'après les renseignements que m'a transmis M. Yarrow, l'origine de cet individu serait l'Afrique orientale anglaise ou l'Abyssinie.

TRAVAUX CITÉS

de Beaumont, J. 1957. *Hyménoptères récoltés par une mission suisse au Maroc (1947). Sphecidae 4.* Bull. Soc. Sc. nat. Maroc 36 (1956): 139-164.

— 1958. *Hyménoptères Sphécides de la mission du Tassili des Ajjer (1949).* Trav. Inst. Rech. sahar., Sér. Tassili 3: 55-71.

Bingham, C. T. 1897. *Fauna of British India. Hymenoptera 1.*

Gussakovskij, V. V. 1952. *Sur les Psammocharidae et Sphecidae du Tadjikistan.* Trav. Inst. Zool. Ac. Sc. URSS 10: 199-288 (en russe).

Kohl, F. F. 1889. *Neue Gattungen aus der Hymenopteren-Familie der Sphegiden.* Ann. K. K. Mus. Wien 4: 188-196.

— 1896. *Die Gattungen der Sphegiden.* Ibid. 11: 233-516.

Mochi, A. & A. 1938. *Laphyragogus pictus Kohl: Complemento alla descrizione della femmina e descrizione del maschio.* Bull. Soc. ent. Egypte 21 (1937): 223-228.

Morice, F. D. 1911. *Hymenoptera aculeata collected in Algeria. The Sphegidae.* Tr. ent. Soc. Lond.: 62-135.

Pate, V. S. L. 1937. *The generic names of the Sphecoid Wasps.* Mem. Amer. ent. Soc. 9, 103 pp.

Tome 66, nº 32. — Décembre 1959

Anatomie et systématique des Mélaniens d'Afrique occidentale *(Moll. Gastropoda)*

par

E. BINDER

Museum d'Histoire naturelle, Genève.

Avec 11 figures dans le texte.

Introduction.

« Mélaniens » est un terme vague que j'emploie à dessein, justement parce qu'il a l'avantage de ne pas prétendre à une exactitude qui ne correspondrait pas à l'état de nos connaissances de ce groupe de Mollusques.

La famille des Mélaniens a été créée par Lamarck en 1812 et définie en 1822, pour les mollusques dont la coquille présente des affinités avec celle de *Melania amarula*. Quoy et Gaimard (1834) décrivirent l'aspect extérieur des animaux d'une dizaine d'espèces provenant d'Indonésie et trouvèrent la famille très homogène. Troschel (1856-63), se basant principalement sur la radula, subdivisa la famille en quatre sous-familles: *Ancyloti*, *Thiarae*, *Pachyli* et *Melaniae*. Haldeman (1863) établit de son côté une famille à part pour les Mélaniens d'Amérique, les *Strepomatidae* (= *Ancyloti* Troschel). L'étude de la radula, qui peut être si révélatrice dans d'autres groupes, n'apporte pas beaucoup de précisions ici, car cet organe est trop uniforme chez les Taenioglosses, et surtout chez les *Cerithiacea*; caractéristique de chaque espèce, il ne donne pas d'indication claire sur les relations entre les groupes importants.

De nombreux auteurs ont fait des tentatives de classification des Mélaniens d'après les caractères plus ou moins futiles dont ils

disposaient: nombre des otolithes, bord du manteau frangé ou non, forme des tentacules et emplacement des yeux, forme de l'ouverture de la coquille, présence ou absence d'une callosité pariétale, en plus de la forme de la coquille et de l'opercule, utilisés dès le début. Fischer et Crosse (1891-92) combinèrent toutes ces données et élaborèrent un système en six sous-familles des *Melaniidae*. Aucun progrès ne fut fait au cours des quarante années suivantes et Thiele (1928-35) reprend les mêmes subdivisions:

1. *Melanatriinae* (= *Pachychilinae* Fischer et Crosse),
2. *Melanopsinae*,
3. *Pleurocerinae* (= *Strepomatinae* Haldeman, = *Ancyloti* Troschel),
4. *Amphimelaniinae* (= *Thiarae* Troschel),
5. *Paludominae* (= *Semisinuae* Fischer et Crosse),
6. *Melaniinae* (= *Melaniae* Troschel).

Plus récemment, la principale contribution des auteurs à la systématique de ce groupe et des groupes voisins a été d'élever les sous-familles et même quelques genres au rang de familles. C'est dire que leur classification, jusqu'à récemment, ne valait guère mieux que celle de 1892.

Bouvier, pourtant, avait déjà fait remarquer en 1887 qu'il n'y a aucune différence morphologique externe qui permette de séparer *Melaniidae* et *Cerithiidae*, par exemple. Il montra que leur système nerveux présentait deux types principaux d'organisation, avec quelques intermédiaires, et que ces deux types se retrouvent l'un et l'autre dans ces deux « familles », ainsi que dans plusieurs autres, d'ailleurs. Depuis lors, c'est devenu un lieu commun de dire que les Mélaniens sont plus différents entre eux que certains *Cerithiidae* ne le sont des Mélaniens; encore faut-il en tirer la conséquence et tenter d'établir une classification meilleure.

La seule tentative réelle est à mon avis celle de Morrison (1952 et 1954) qui taille à travers les systèmes précédents. Elle a l'inconvénient d'être basée sur un seul critère, le mode de reproduction. C'est un critère séduisant et pratique, parce que vérifiable sans dissection, mais il demande à être corroboré, sinon corrigé, par d'autres considérations.

Parmi les *Cerithiacea*, ce sont les familles *Cerithiidae* et *Potamididae* qui ressemblent le plus aux Mélaniens par l'aspect de leur coquille, leur radula et leur anatomie. MORRISON (1934) en rapproche aussi les *Modulidae* et les *Planaxidae*. D'autres familles: *Mathilididae*, *Finellidae*, *Abyssochrysidae*, sont trop mal connues pour qu'on puisse établir quelles sont leurs relations avec les Mélaniens.

Les travaux d'anatomie faits sur des Mélaniens et des animaux voisins ont été entrepris, inévitablement, en ordre dispersé, les auteurs ne disposant chacun que d'un matériel zoologique restreint. Avant d'avoir le début d'une vue d'ensemble du groupe et ignorant quels détails pouvaient présenter un intérêt du point de vue comparatif, beaucoup de ces travaux passent à côté de caractéristiques intéressantes tandis que d'autres, très complets (SESHAIYA 1934, par exemple) décrivent quantité de détails qui sont communs à la plupart des *Cerithiacea* ou même des Taenioglosses, mais qui n'ont plus besoin d'être répétés. D'autres auteurs s'en tiennent à un seul appareil ou organe, souvent du point de vue de la morphologie fonctionnelle uniquement.

Maintenant qu'il est possible de confronter un certain nombre de ces travaux, les différences morphologiques importantes semblent se dégager.

Je me suis efforcé, dans ce travail, d'observer et de mentionner tous les points de morphologie qui me semblent importants, sans superflu. (Les détails qui ne sont pas mentionnés sont supposés semblables à la description de SESHAIYA (1934) pour *Paludomus tanschaurica*.) C'est une contribution à la systématique des Mélaniens dont le but est de tenter d'établir une hiérarchie, serait-elle provisoire, des critères de comparaison utilisables.

Bien que les subdivisions de THIELE ne soient pas satisfaisantes, à défaut de mieux elles peuvent servir provisoirement de repères; c'est pourquoi, dans ce travail, j'emploierai sa nomenclature, qui est la plus répandue.

Le matériel étudié provient, pour la plus grande part, de mes récoltes faites au Centre suisse de Recherche scientifique d'Adiopodoumé, en Côte-d'Ivoire. Les *Cleopatra* m'ont été envoyées par M. J. Daget, chef du laboratoire d'hydrobiologie de Diafarabé (Soudan), et les *Potadoma freethi* par M. Jean-Luc Perret, à Foulassi (Cameroun). Je leur adresse ici mes vifs remerciements.

Anatomie du genre Pachymelania.

Ce genre est classé parmi les *Melaniinae* par Fischer et Crosse et par Thiele, et parmi les *Pleurocerinae* par Morrison. Il ne comprend que trois espèces, toutes ouest-africaines. J'ai pu les étudier toutes les trois et constater que leurs anatomies sont identiques, à quelques détails près.

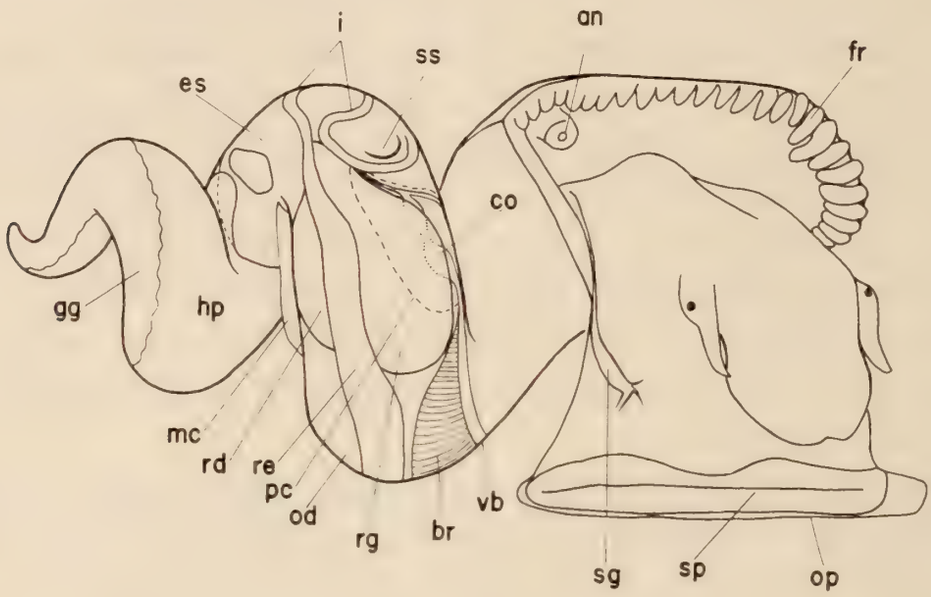

Fig. 1.
Disposition des principaux organes chez *Pachymelania*.

Abréviations utilisées pour toutes les figures :

an, anus; **bc**, bouclier cuticulaire; **bd**, diverticule de la bourse copulatrice; **bm**, bord du manteau; **bo**, bourse copulatrice; **br**, branchie; **bt**, bourrelet; **co**, cœur; **cp**, cavité palléale; **es**, estomac; **fd**, fond lisse de l'estomac; **fr**, franges du manteau; **gg**, glande génitale; **gh**, glande hypobranchiale; **gs**, gouttière collectrice du sperme; **hp**, hépato-pancréas; **i**, intestin; **mc**, muscle columellaire; **o**, osphradium; **od**, oviducte palléal; **œ**, œsophage; **oh**, orifice hépatique; **oœ**, orifice de l'œsophage; **op**, opercule; **os**, orifice de la poche du stylet cristallin; **ov**, ovaire; **pc**, péricarde; **pl**,plafond de l'tomac, plissé transversalement; **py**, ouverture du pylore; **r**, réceptacle séminal; **rd**, partie droite du rein; **re**, rectum; **rg**, partie gauche du rein; **rm**, replis marginaux; **rn**, rein; **rp**, repli principal; **rs**, repli semi-circulaire; **sd**, spermiducte palléal; **sg**, sillon génital externe; **sp**, sole pédieuse; **ss**, poche du stylet cristallin; **tc**, tissu conjonctif; **vb**, veine branchiale; **vs**, vaisseaux et espaces sanguins.

Chez *Pachymelania*, la tête est plutôt petite, avec un mufle plat qui peut prendre une forme allongée et fusiforme. Le pied est rond, il ne porte pas de sillon transversal à sa partie antérieure. La couleur de l'animal est gris clair.

Organes palléaux.

Le bord du manteau est frangé et fait le tour du corps. La cavité palléale occupe environ un tour de spire et s'arrête, sous le début du rein, contre le péricarde. La branchie est bien développée: chez *P. aurita* et *P. byronensis* elle occupe toute la surface dorsale de la cavité palléale à gauche du rectum; chez *P. fusca* elle est plus étroite et se termine avant la fin de la cavité palléale, laissant la place à une

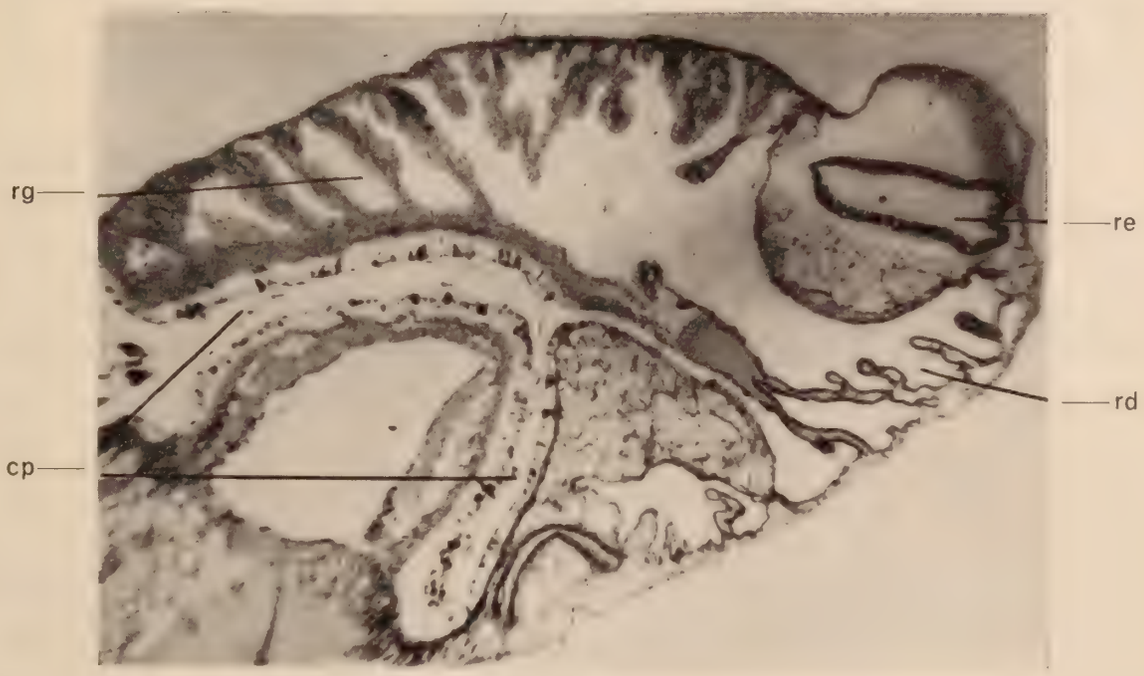

Fig. 2.
Coupe transversale de *Pachymelania aurita* au niveau du rein.
Abréviations, voir p. 738.

surface lisse qui n'est pas particulièrement vascularisée. Il y a d'ailleurs chez cette espèce une variabilité individuelle considérable de l'étendue de la branchie. Les lamelles branchiales sont peu élevées et portent un filament dans le prolongement du côté gauche; une bande de cellules ciliées longe le côté gauche de chaque lamelle sur les deux faces et se continue sur le filament.

L'osphradium est simple et longe la branchie sur environ un tiers de la longueur de la cavité palléale, depuis l'ouverture. La glande hypobranchiale est peu développée.

Le rein s'étale par-dessus une partie du péricarde et le fond de la cavité palléale. Il comprend deux parties: à gauche la partie

sécrétrice, formée d'un sac subdivisé par des septa perpendiculaires à la surface, contenant chacun une lacune sanguine et tapissés d'un épithélium à grosses cellules fortement vacuolisées; à droite, une partie dont la fonction n'est pas connue, mais qui a déjà été remarquée par Soos (1936) chez *Fagotia*. Elle est formée de plis moins nombreux, plus simples et régulièrement parallèles, recouverts d'un épithélium de petites cellules cylindriques très serrées, non ciliées et contenant quelques cellules muqueuses dispersées (fig. 2). Chez *Pachymelania*, ces deux parties du rein sont séparées, en surface, par le passage du rectum.

Tube digestif.

Le tube digestif commence par un bulbe buccal petit, qui n'occupe qu'un faible espace dans la partie antérieure du mufle. La radula, courte et chétive, a été décrite par Troschel (1856-63). Les glandes salivaires sont des tubes allongés et pelotonnés en arrière du bulbe. L'œsophage comporte deux gouttières séparées par des replis: une forte gouttière dorsale, glandulaire et ciliée, qui commence déjà dans le bulbe buccal, et une gouttière ventrale plus étroite, ciliée et muqueuse, du moins au début de son parcours. L'œsophage subit une torsion qui amène la gouttière dorsale du côté ventral et vice versa, puis les deux gouttières perdent leurs caractéristiques histologiques et, dans sa partie postérieure, l'œsophage n'est qu'un tube à l'épithélium plissé; il débouche dans l'estomac près du canal hépatique.

A l'intérieur de l'estomac (fig. 3) le repli principal forme une large saillie centrale aplatie en languette. Il est entouré en arrière d'un sillon bordé par un repli semi-circulaire élargi à gauche et qui s'enfonce ventralement dans une cavité profonde au fond de laquelle débouchent l'œsophage et le canal hépatique. Du côté dorsal une double crête se superpose à ce repli semi-circulaire ventral et se prolonge vers l'avant à gauche; un gros bourrelet vient recouvrir le bouclier cuticulaire qui se trouve à droite en avant du repli principal. La surface dorsale est striée de petits replis transversaux. En arrière, le fond de l'estomac est lisse et se trouve immédiatement derrière les replis circulaires. En avant, le pylore s'ouvre séparément du sac du stylet cristallin, et le seuil qui sépare les deux ouvertures est accentué par une crête en virgule. Il n'y a pas de différence entre les estomacs des trois espèces de *Pachymelania*.

Le début de l'intestin est accolé au sac du stylet cristallin, mais leurs lumières ne communiquent pas. Après avoir contourné le stylet en avant, l'intestin revient faire une boucle au-dessus de l'estomac et repart en avant pour former le rectum.

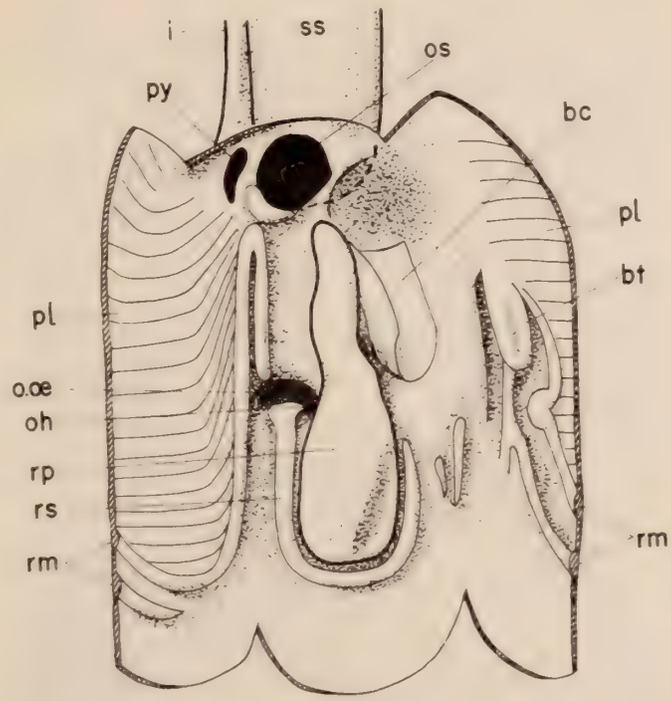

Fig. 3.
Estomac de *Pachymelania fusca* ouvert selon la ligne médio-dorsale, les deux moitiés du plafond rabattues de part et d'autre du plancher.
Abréviations, voir p. 738.

Le bulbe buccal très petit et le bord du manteau frangé semblent indiquer un certain degré d'adaptation à une nutrition par filtration, mais beaucoup moins poussée que, par exemple, chez *Turritella*. On ne trouve pas chez *Pachymelania* de gouttière ciliée à l'intérieur de la cavité palléale telle qu'elle a été décrite chez *Turritella* par Graham (1938), mais à son emplacement l'épithélium est formé de cellules cylindriques élevées, très serrées et ciliées.

Système génital.

La glande génitale recouvre les faces latérale et postérieure de l'hépato-pancréas; elle est plus étendue et plus volumineuse chez le mâle que chez la femelle. Le gonoducte suit la columelle jusqu'à la partie palléale. Cette dernière est constituée chez le mâle par une simple gouttière, ouverte sur toute sa longueur. Elle est entièrement glandulaire, sans séparation entre spermiducte et prostate (fig. 4*A*).

Dans le sexe femelle cette partie palléale est fermée et plus complexe: le conduit principal est un canal aplati formant deux gouttières opposées dont l'une, l'oviducte, est glandulaire sur toute

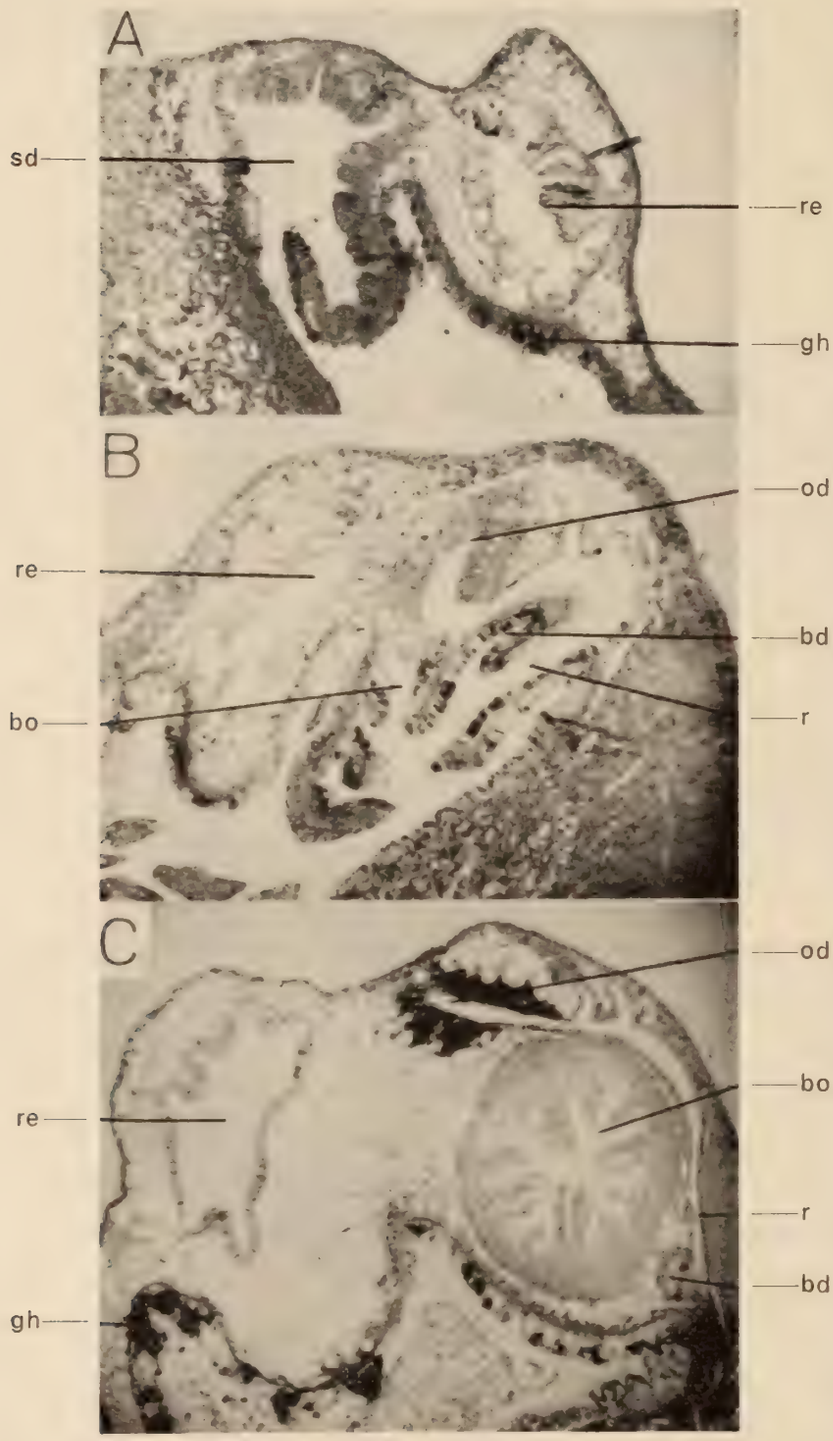

Fig. 4.

Coupes du système génital palléal de *Pachymelania aurita*.
A, chez le ♂; B, au niveau de l'ouverture chez la ♀; C, à mi-longueur chez la ♀.
Abréviations, voir p. 738.

sa longueur tandis que l'autre contient, dans sa partie supérieure, des spermatozoïdes orientés et sert donc de réceptacle séminal. Un diverticule, qui semble être la bourse copulatrice, prend naissance près de l'ouverture de l'oviducte. C'est une poche allongée à l'épithélium cylindrique cilié, fortement plissé et entouré d'une couche musculaire. Chez *P. aurita* (fig. 4*B* et *C*) cette poche émet dès son origine un diverticule beaucoup plus étroit qui la double sur la plus grande partie de sa longueur; il est uniquement glandulaire, ne contient pas de sperme et n'a pas de paroi musculaire. Cette dernière partie, dont je ne saisis pas la fonction, n'existe pas chez *P. fusca* ni chez *P. byronensis*. Dans ces deux espèces l'oviducte est mieux séparé du réceptacle séminal que chez *P. aurita*, par un repli longitudinal du canal.

A l'extérieur, l'oviducte est prolongé, sur le côté droit du pied, par un sillon profond, dépigmenté, à épithélium cilié et muqueux, aboutissant à une fossette profonde et fortement plissée. C'est la disposition caractéristique des Mélaniens ovipares (Morrison 1952 et 1954).

Système nerveux.

Le système nerveux ressemble beaucoup à celui décrit par Bouvier (1887) chez « *Melania costata* ». La partie péri-œsophagienne est relativement condensée, les connectifs sont courts et gros. Le ganglion sub-intestinal est accolé au ganglion palléal gauche. La disposition des nerfs palléaux est dialyneure: l'anastomose entre les deux nerfs palléaux du côté droit se fait assez loin des centres, dans l'épaisseur des tissus. A gauche, le ganglion sus-intestinal se trouve à fleur des tissus, au bord du manteau. La commissure viscérale est très longue, le ganglion viscéral ne se trouvant qu'à l'extrémité de la cavité palléale. Les statocystes sont gros, situés contre la face postérieure des ganglions pédieux et contiennent une trentaine de statocones prismatiques. Les nerfs sont les mêmes que ceux décrits par Bouvier pour *Melania costata*.

Genre Potadoma

Ce genre fait partie des *Melanatriinae* selon Thiele, des *Pleurocerinae* selon Morrison.

J'ai examiné les espèces *P. freethi* (Gray), type du genre, *P. vogelii* Binder et *P. rahmi* Binder. L'anatomie des trois espèces est identique.

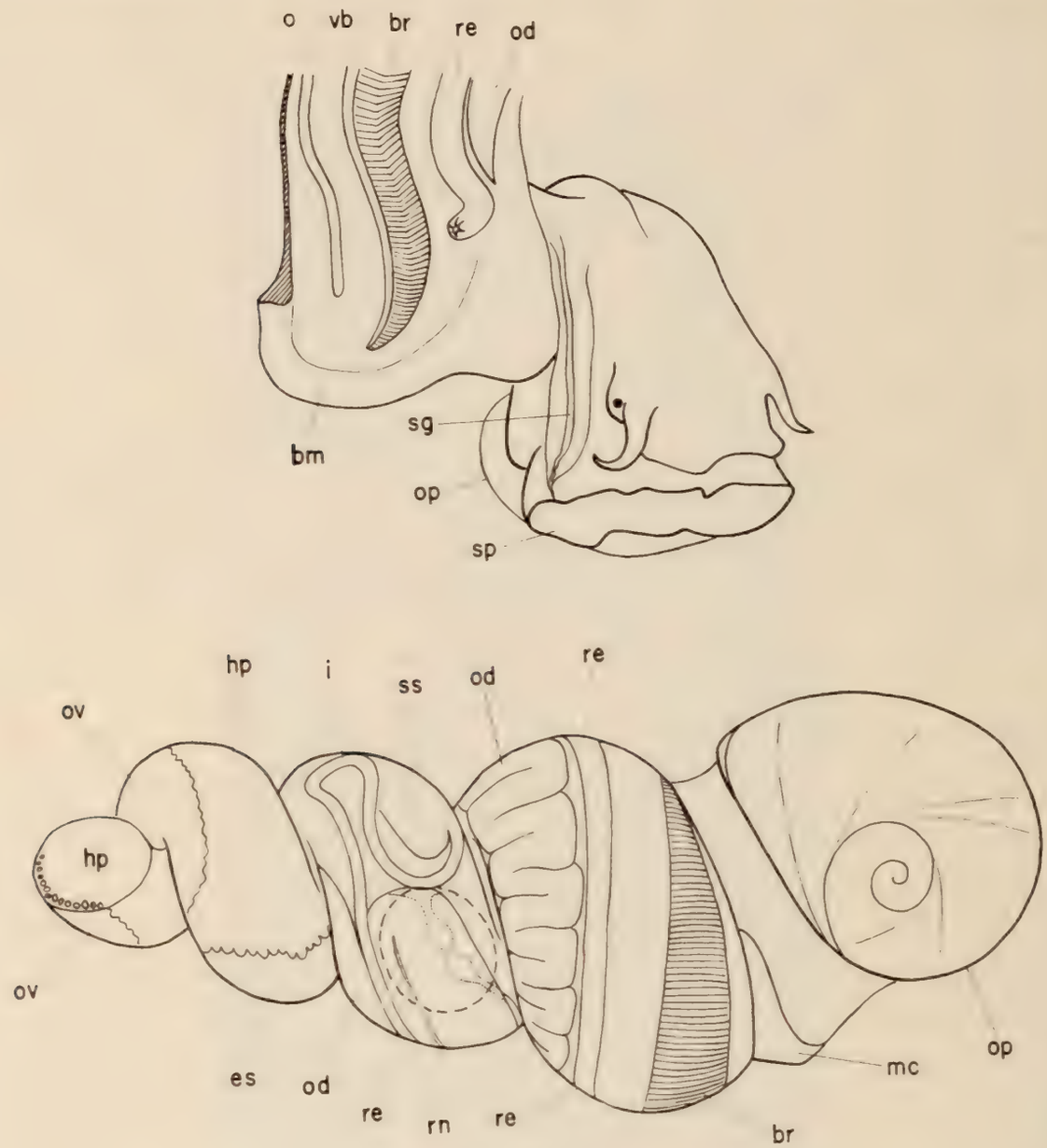

Fig. 5.
Disposition des principaux organes chez *Potadoma vogelii*.
Abréviations, voir p. 738.

L'animal est noir ou gris foncé. La tête est grosse, avec un mufle carré. Le pied ne présente pas de sillon transversal antérieur.

Organes palléaux.

Le bord du manteau est lisse, sans aucune frange, et fait le tour du pied. La branchie n'occupe que la moitié, en largeur, de la

surface dorsale à gauche du rectum, mais ses lamelles sont bien développées, en forme de triangles équilatéraux. Chaque lamelle porte sur ses deux faces une bande ciliée longeant son bord gauche. En arrière la branchie se rétrécit progressivement et se termine à côté du rein. L'osphradium est simple et occupe un demi-tour de

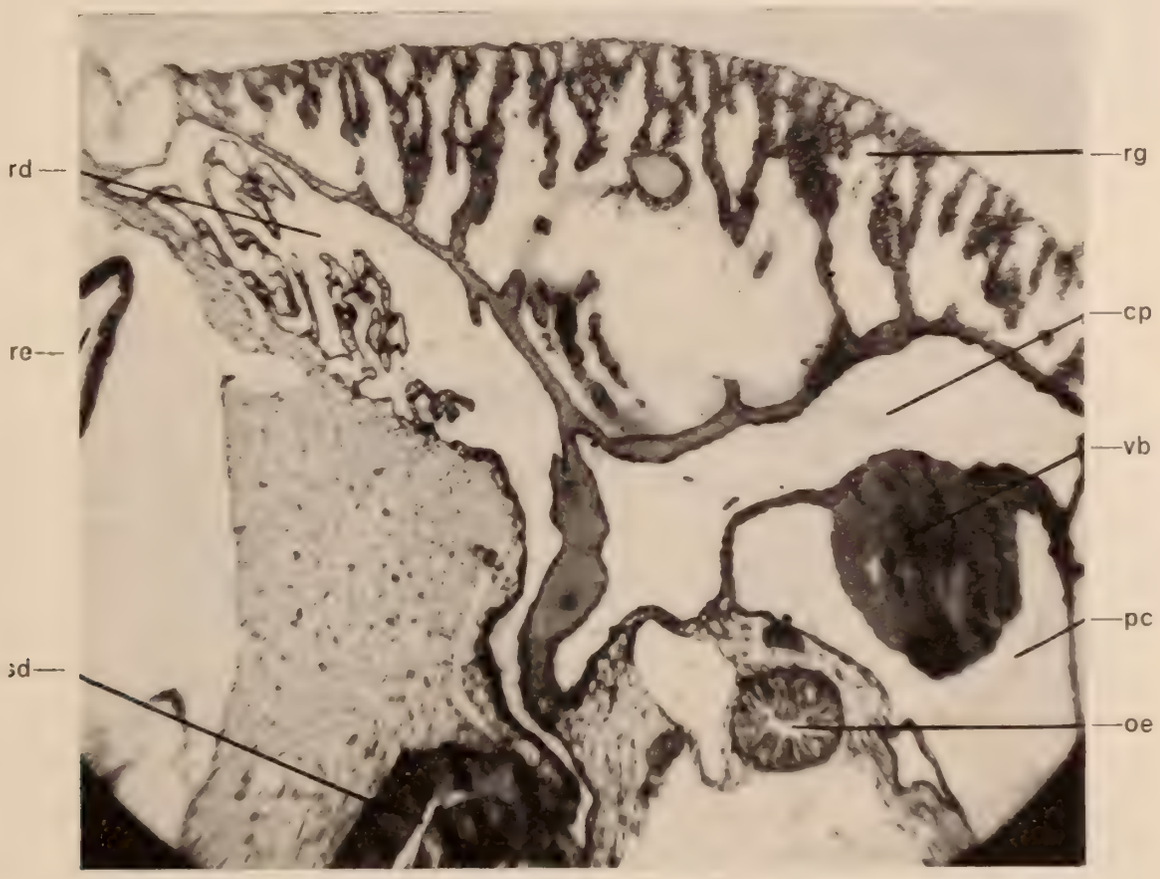

Fig. 6.
Coupe de *Potadoma vogelii* au niveau du rein.
Abréviations, voir p. 738.

spire. La glande hypobranchiale n'a rien de remarquable. La partie libre de la surface palléale n'est pas particulièrement vascularisée et la seule veine arrivant à l'oreillette est la veine branchiale, sans ramification. La cavité branchiale se rétrécit mais se prolonge sous le rein, le long du péricarde et jusqu'au contact de l'estomac.

Le rein est placé entièrement à gauche du rectum. Il s'étale en surface en forme de languette, recouvrant une partie du péricarde, et s'enfonce en coin entre le rectum et la cavité palléale. Il débouche à la hauteur de l'extrémité de la branchie (fig. 6 et 7). Les deux

parties distinctes qui, chez *Pachymelania*, se trouvent de part et d'autre du rectum, sont ici du même côté. Le rectum passe entre le rein et l'oviducte ou le spermiducte palléal.

Tube digestif.

Le bulbe buccal est volumineux, remplissant tout le mufle. La radula est forte, très longue, et le sac radulaire est pelotonné autour de l'œsophage, en arrière du bulbe. Les glandes salivaires forment une masse compacte accolée au bulbe.

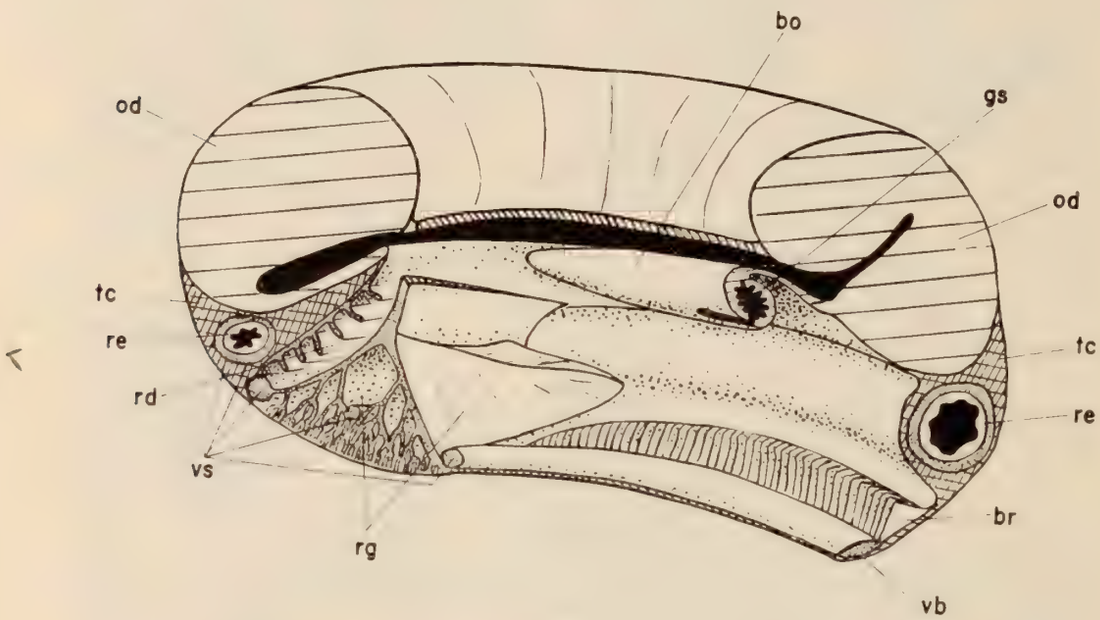

Fig. 7.

Les organes palléaux de *Potadoma vogelii*, vus par la face ventrale, sur un quart de tour à la hauteur de la bourse copulatrice. Les surfaces de section sont hachurées ou quadrillées.

Abréviations, voir p. 738.

L'œsophage, au sortir du bulbe buccal, est divisé en deux gouttières presque entièrement séparées, dont seule la dorsale est ciliée et muqueuse. Par suite de la torsion de l'œsophage, cette gouttière devient ventrale; elle diminue progressivement d'importance tout en perdant ses caractères et, en même temps, le reste de l'œsophage forme des villosités longitudinales sur tout son pourtour.

L'estomac est allongé et forme à sa partie postérieure une poche aux parois lisses et minces. A l'intérieur (fig. 8), le repli principal est formé de deux parties: une languette qui isole le bouclier cuticulaire de l'orifice œsophagien, et une partie godronnée et frisée d'un aspect très curieux, mais dont l'épithélium ne diffère pas de

celui du reste de l'estomac. La fin du repli principal est en continuité avec le repli semi-circulaire qui l'entoure en arrière. Sur la face dorsale un gros repli vient recouvrir le bouclier, et deux crêtes moins larges s'incurvent l'une vers l'avant, au-dessus de l'œsophage, l'autre en arrière, entourant le fond de l'estomac. La paroi dorsale est striée de petits replis transversaux. L'œsophage et le canal hépatique débouchent en avant du repli semi-circulaire ventral. Le sac du stylet cristallin communique, dès son orifice et sur toute sa longueur, avec le début de l'intestin. Celui-ci revient en arrière former une boucle avant de longer le rein puis la cavité palléale. La fin du rectum, sur un millimètre, est détachée du manteau.

Système génital.

Chez le mâle, le testicule est une glande formée de tubes juxtaposés, perpendiculaires à la surface du corps; il occupe les faces postérieure et externe des derniers tours de spire. Le spermiducte supérieur suit la columelle; il ne présente pas, du moins sur mon matériel, de renflement ni de diverticules jouant le rôle de vésicule séminale. Le spermiducte palléal est une gouttière simple, à parois épaisses et glandulaires, qui longe la cavité palléale. Dans sa partie postérieure, là où la cavité palléale remonte à gauche du rein, le spermiducte, étant à droite, communique alors avec la partie non vacuolisée du rein (fig. 6). Au-dessus du niveau du cœur, il est fermé et détaché du rein, se terminant en pointe pour recevoir le spermiducte supérieur à son extrémité.

L'appareil femelle est comparable à celui du mâle. L'ovaire est petit, tapissant la surface postérieure de l'hépato-pancréas d'une couche d'acini. L'oviducte supérieur est direct, longeant la columelle et arrive dans l'oviducte palléal un peu en avant de son extrémité. La partie palléale forme deux gouttières, l'oviducte et le réceptacle séminal. La partie oviducale est très épaisse, glandulaire, régulièrement godronnée. Comme le spermiducte, elle communique avec le rein dans sa partie supérieure, puis s'en détache. La gouttière collectrice du sperme est portée par un prolongement de la lèvre gauche de l'oviducte. Elle est profonde, ciliée, garnie de villosités longitudinales et entourée d'une couche musculaire. Sa face externe tournée vers l'oviducte est fortement ciliée et creusée de trois ou quatre rides longitudinales qui sont toujours présentes,

mais dont le rôle m'échappe. Cette gouttière n'est pas d'un calibre uniforme mais atteint son plus grand diamètre vers le milieu de sa longueur. Elle est fermée à partir d'environ un millimètre de son

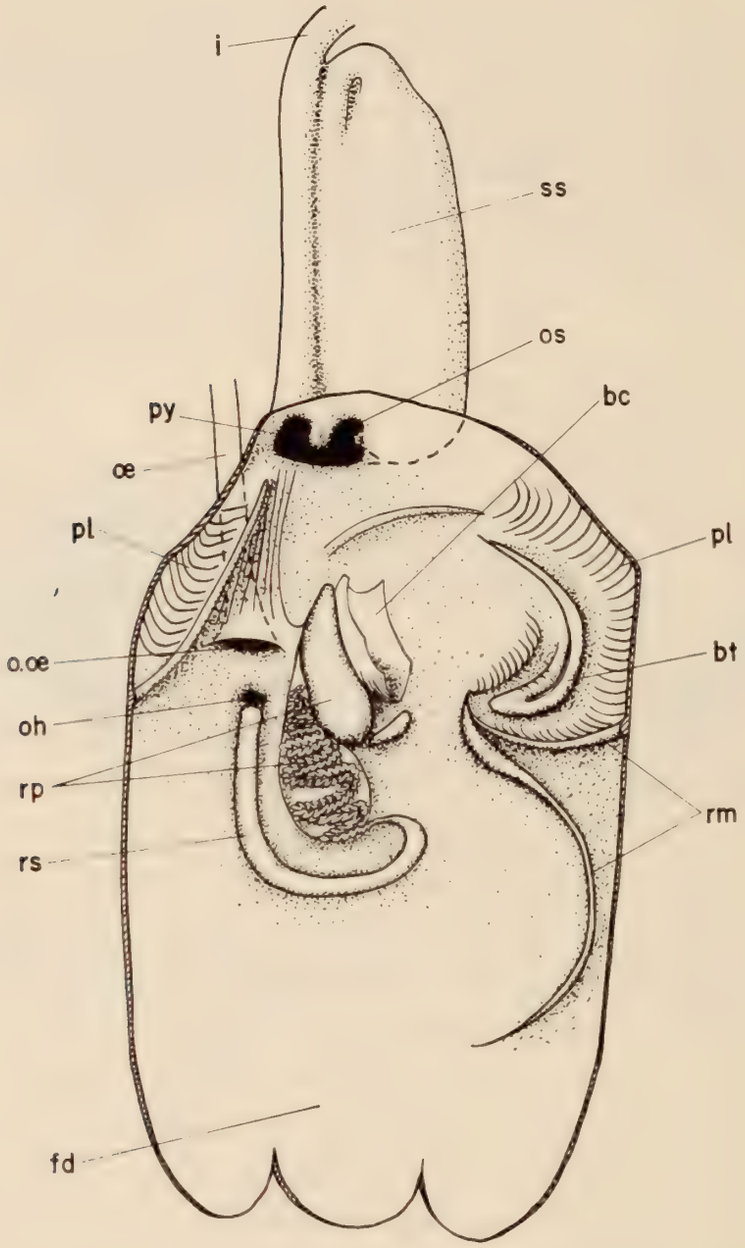

Fig. 8.
Estomac de *Potadoma vogelii* ouvert selon la ligne médio-dorsale.
Abréviations, voir p. 738.

extrémité postérieure et se termine en pointe, un peu plus haut que la branchie, sous le rein (fig. 7, *bo*). Le sperme est accumulé dans cette dernière partie seulement. Il n'est pas orienté; il s'agit donc plutôt d'une « bourse copulatrice » pour employer le terme consacré, bien qu'il n'y ait pas copulation réelle, faute de pénis chez le mâle.

Sur le pied, à l'extérieur du manteau, l'oviducte est prolongé, chez la femelle, par un sillon large et peu profond, qui n'aboutit pas à une cavité mais se prolonge jusqu'au bord du pied (fig. 5*a*). L'épithélium qui le tapisse est cilié, plissé et un peu plus élevé que celui du reste du pied. Il s'agit peut-être d'une formation transitoire.

Système nerveux.

Dans les grandes lignes, le système nerveux est disposé comme chez *Melania costata* (Bouvier 1887). La partie antérieure est beaucoup plus condensée, les trois ganglions de chaque côté de l'œsophage se touchent presque, mais ce sont les commissures cervicale et pédieuse qui sont relativement longues, en conséquence de la grosseur du tube digestif chez ce genre. Le ganglion sous-intestinal est accolé au ganglion palléal gauche, et le sus-intestinal est enfoncé dans les tissus, sous le bord de la cavité palléale. La dialyneurie est très accentuée, l'anastomose des nerfs palléaux droits se faisant très loin des ganglions. La commissure viscérale est très longue: le ganglion viscéral, bifurqué, se trouve à la hauteur du péricarde.

Les statocystes, volumineux, sont en partie enfoncés dans les ganglions pédieux. Ils contiennent trente à quarante petits statocones prismatiques.

Genre Cleopatra

Cleopatra est classée par la plupart des auteurs parmi les *Melanatriinae*, d'ailleurs à titre provisoire.

J'ai étudié *Cleopatra bulimoides* (Olivier), espèce type du genre.

L'animal, strié transversalement de fines lignes noires, est pâle; la tête porte un mufle court, les tentacules sont courts et coniques, avec l'œil près de la base. Le pied présente, en avant, un sillon muqueux transversal, logé dans un bourrelet au-dessus de la sole de reptation.

Organes palléaux.

Le bord du manteau est lisse et fait le tour du corps. La cavité palléale occupe environ trois quarts de tour. La branchie tapisse toute la surface dorsale libre à gauche du rectum; ses feuillets ne sont pas très élevés, mais prolongés par un filament, parcouru sur les deux faces par une bande ciliée, en continuité avec leur côté

gauche. En arrière, la branchie s'infléchit pour passer à gauche du rein et se termine en pointe à l'entrée du péricarde. L'osphradium est simple mais long et atteint presque le niveau du rein en arrière. La glande hypobranchiale est peu développée.

Le rein a une forme quadrangulaire; il recouvre en partie le péricarde. Le passage du rectum le divise en deux zones histologiquement différentes, comme chez *Pachymelania*. En arrière, il remonte le long du sac du stylet cristallin et recouvre une partie de la boucle intestinale (fig. 9).

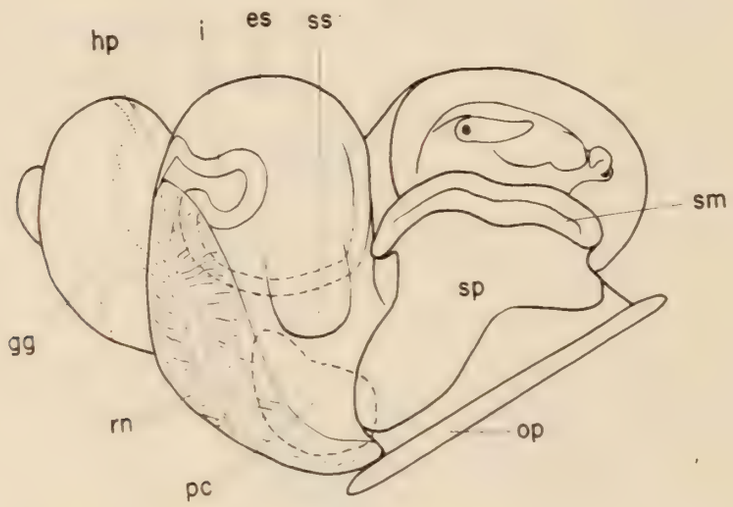

Fig. 9.
Disposition des organes chez *Cleopatra bulimoides*.
Abréviations, voir p. 738.

Système digestif.

Le bulbe buccal est volumineux, il occupe toute la tête jusqu'en arrière des tentacules; il est pointu en avant, où se trouvent les mâchoires. La radula a été décrite par Pilsbry et Bequaert (1927). L'œsophage est divisé en deux gouttières longitudinales immédiatement en arrière du bulbe mais se transforme rapidement en un tube entouré de villosités, sans zones différenciées.

L'estomac est relativement court. Du côté central, le repli principal est déprimé le long de sa ligne médiane; il est entouré d'une crête semi-circulaire dédoublée à droite. Le plafond est régulièrement strié transversalement. Le repli marginal longe tout le côté gauche et contourne l'arrière, où il est doublé d'un second repli. Un bourrelet recouvre le bouclier cuticulaire, en avant La chambre antérieure, tapissée par le bouclier, est large et renflée. Le canal

hépatique débouche ventralement devant l'extrémité de la crête semi-circulaire, à gauche du repli principal; l'orifice de l'œsophage se trouve un peu plus à gauche. Le sac du stylet, court et épais, débouche largement dans la chambre antérieure et le pylore s'ouvre nettement plus à gauche. Dès le pylore, l'intestin chemine à une

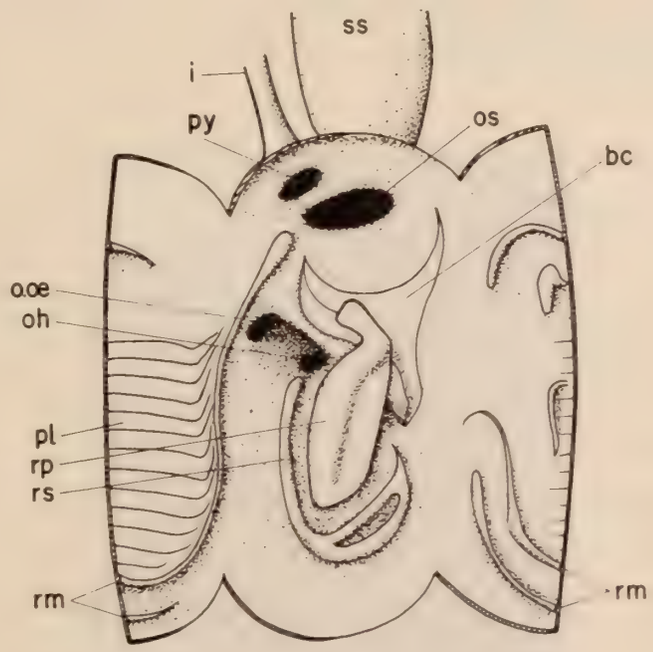

Fig. 10.
Estomac, ouvert dorsalement, de *Cleopatra bulimoides*.
Abréviations, voir p. 738.

certaine distance du sac du stylet; il passe sous celui-ci avant d'atteindre son extrémité pour former la bouche habituelle et repartir en avant, devenant le rectum.

Système génital.

La glande génitale recouvre la face externe du dernier tour de l'hépato-pancréas. Le gonoducte est direct et suit la columelle. Dans le sexe mâle, le spermiducte palléal est un tube fermé, simple. Chez la femelle, l'oviducte palléal est fermé, formant un tube dont la lumière, en forme de fer à cheval, est constituée par deux gouttières; celle de gauche est glandulaire et ciliée, celle de droite ciliée seulement (fig. 11). L'oviducte débouche dans la cavité palléale par une longue ouverture oblique. A partir de son extrémité distale, il donne naissance à un diverticule oblong qui longe la partie principale sur presque toute sa longueur. La situation des spermatozoïdes permet

d'identifier le réceptacle séminal; par analogie avec *Pachymelania*, je suppose que ce sont l'oviducte proprement dit et le réceptacle séminal qui communiquent, et la bourse copulatrice qui est séparée du reste, mais cette dernière est très simple, sans villosités et sans couche musculaire. Sur le pied, à l'extérieur, on ne distingue pas de sillon prolongeant les voies génitales chez la femelle, mais il y a, au même endroit que chez *Pachymelania*, une fossette profonde tapissée de cellules muqueuses.

Fig. 11.
Coupe du système génital de *Cleopatra bulimoides*.
Abréviations, voir p. 738.

Système nerveux.

Le système nerveux est dialyneure. Le ganglion sous-intestinal est accolé au ganglion palléal gauche. Les statocystes, en arrière des ganglions pédieux, contiennent de nombreux petits cristaux inégaux et irréguliers, extrêmement brillants.

Discussion

Les trois genres étudiés font partie, selon Thiele, de trois sous-familles différentes des *Melaniidae*. Etant ovipares, ils seraient classés tous trois parmi les *Pleurocinae* par Morrison. Ils se ressemblent dans les grandes lignes de leur organisation et se différen-

cient par une série de détails dont il est permis de penser, par conséquent, qu'ils sont moins fondamentaux.

C'est le genre *Potadoma* qui se singularise le plus: par la forme de ses lamelles branchiales triangulaires, sans filament; par la position du rein entièrement à gauche du rectum; par son estomac prolongé en arrière par une longue poche à parois lisses et dont le repli principal présente un aspect godronné inconnu ailleurs, jusqu'à présent; enfin par son oviducte palléal en forme de gouttière ouverte.

Pachymelania est le seul, des trois genres étudiés, à présenter des franges sur le bord du manteau et un bulbe buccal relativement petit avec une radula faible. *Cleopatra* se distingue par le sillon transversal à l'avant du pied. Les rapports du sac du stylet cristallin avec le début de l'intestin sont différents dans les trois genres, ainsi que les détails des replis marginaux de l'estomac. Dans les deux genres à oviducte palléal fermé, la structure de la bourse copulatrice et la disposition des conduits varient selon le genre et même selon l'espèce. Au point de vue de leur distribution géographique, *Pachymelania* est limitée au littoral ouest-africain, *Potadoma* à la forêt dense du bassin ouest-africain, tandis que *Cleopatra* se trouve dans toute la région éthiopienne et la vallée du Nil.

Mélaniens et familles voisines ont évolué dans plusieurs directions en ce qui concerne chacun de leurs organes ou appareils, mais les subdivisions que l'on peut établir à différents points de vue coïncident rarement.

Si on considère le mode de reproduction, *Melanopsis* et *Fagotia* sont ovipares, à gros œufs et à oviposteur, tandis que la plupart des Mélaniens, tout en étant ovipares aussi, sont moins spécialisés et n'ont pas d'oviposteur. Les *Tiphobia* sont ovo-vivipares, avec un utérus palléal chez la femelle et un pénis chez le mâle; les *Melania*, *Mélanoïdes*, *Tanganicia* sont vivipares, avec une poche incubatrice dans le pied, et souvent parthénogénétiques. Parmi les familles marines, ce sont les *Modulidae* qui se reproduisent commes les *Melanopsis* et les *Planaxidae* qui sont vivipares (Morrison 1952-1954). Leur anatomie est mal connue, mais le système nerveux de *Planaxis*, avec ses ganglions pédieux adventices qu'on ne trouve pas chez les Mélaniens, se rapproche beaucoup de celui des *Littorinidae*; c'est pourquoi je ne suis pas convaincu de la parenté entre *Planaxis* et *Melania*. Quant à la situation des *Modulidae*, elle devra être

éclaircie par une étude anatomique. Les *Cerithiidae* et les *Potamididae*, comme la plupart des Mélaniens, sont bisexués et ovipares, à petits œufs et sans oviposteur bien développé. On pourrait les considérer comme les plus primitifs, mais ils ne le sont pas toujours à d'autres points de vue.

En ce qui concerne le système nerveux, la plupart des genres présentent la disposition dialyneure, primitive. La zygoneurie existe d'une part chez *Melanopsis* et *Fagotia*, qui constituent un petit groupe bien distinct par leur mode de reproduction et leur répartition géographique, étant les seuls Mélaniens d'Europe. La zygoneurie apparaît, d'autre part, dans une partie de la famille des *Potamididae*: chez certains *Potamides*, chez *Telescopium* et chez *Cerithidea* (Bouvier 1887, Risbec 1943). Ces derniers genres sont ceux qui présentent aussi une adaptation, à des degrés divers, à la vie terrestre et à la respiration pulmonaire. *Tympanotonus*, classé dans cette famille avec assez de raison, ne présente cependant ni l'un ni l'autre de ces deux caractères.

Les *Potamididae* possèdent en commun la tendance à s'adapter à la vie en eau saumâtre, mais cette adaptation existe aussi chez *Pachymelania* (un *Melaniinae* selon Fischer et Crosse, un *Pleurocerinae* selon Morrison) et chez *Faunus* (un *Melanopsidae*). L'étude anatomique de *Pachymelania* montre une telle ressemblance avec *Tympanotonus* qu'il est difficile d'admettre que ce sont deux espèces convergentes, provenant d'origines éloignées, l'une marine et l'autre d'eau douce. Il faut les considérer comme des formes de passage qui établissent un lien entre les deux catégories séparées arbitrairement.

Le tube digestif n'est bien connu que dans un petit nombre de genres. Il comporte un jabot chez les *Melanopsidae* (Soos 1936, 1937), chez *Cerithidea decollata* (Graham 1939), et chez *Doryssa*, qui est un *Melanatriinae* pour Thiele et un *Pleurocerinae* pour Morrison. *Tiphobia* et *Tanganyicia* ont un œsophage étroit (Moore 1899), de même que les trois genres examinés ici. *Cerithiidae* et *Potamididae*, également, sont sans jabot.

L'estomac est assez variable et caractéristique. La forme du repli principal, ventral, est semblable chez *Paludomus* (Seshaiya 1939), chez *Pachymelania* et chez *Tympanotonus* (Johansson 1956); chez *Cleopatra* il est relativement plus petit et d'une forme un peu différente; celui de *Potadoma* est tout à fait remarquable et doit

correspondre à une fonction précise [1]. Les replis marginaux de l'estomac sont semblables dans les trois espèces de *Pachymelania* et il en est de même pour les trois espèces de *Potadoma* étudiées. On peut en déduire qu'ils sont sans doute caractéristiques de chaque genre. En arrière, le fond de l'estomac forme une poche à parois lisses chez *Potadoma* et chez *Cerithium*, tandis qu'il se trouve juste en arrière du repli semi-circulaire chez *Pachymelania*, *Cleopatra*, *Paludomus* et *Tympanotonus*.

Le sac du stylet cristallin et le début de l'intestin peuvent être réunis ou séparés, ou présenter des dispositions intermédiaires. Ils sont séparés chez *Cleopatra*, *Tiphobia* et *Tanganyicia*, accolés chez *Pachymelania*, ont une ouverture commune chez *Tympanotonus*, communiquent largement chez *Potadoma*. Chez *Cerithium vulgatum*, type du genre, ils sont séparés d'après Sunderbrink (1929), mais fusionnés chez d'autres espèces de *Cerithium* (?) d'après Risbec (1943). La même différence existe entre deux espèces de *Fagotia*, d'après Soos (1937). Il semble donc qu'il ne faille pas accorder trop d'importance à ce détail.

La grosseur relative du bulbe buccal varie dans un même genre, *Cerithium*, par exemple; elle est difficile à apprécier et donc de peu d'utilité. Quant à la radula, elle peut être précieuse pour distinguer deux espèces semblables et elle a parfois des traits caractéristiques d'un genre. Certaines particularités semblent correspondre à des familles ou sous-familles, comme la forme de la dent centrale chez les *Melanatriidae* ou celle de la latérale chez les *Potamididae*, mais le cas est rare. Par contre, il est difficile d'admettre une famille fondée, par exemple, sur « le bord postérieur de la dent médiane arrondi, la dent latérale en losange avec l'angle externe un peu étiré et les pointes de la deuxième marginale moins nombreuses que celles de la première (Troschel 1856-63, p. 109, « Ancyloti » = *Pleuroceridae*).

Le bord du manteau est frangé chez les animaux qui vivent dans la vase ou dans le sable: *Pachymelania*, *Paludomus*, *Tympanotonus*, *Cerithium*, *Planaxis*. Ce dispositif coïncide avec une réduction du bulbe buccal, adaptation à une nourriture microscopique. Cependant *Tiphobia* et *Tanganyicia* (Moore 1899) ont un bulbe buccal

[1] Moore (1898) a disséqué l'estomac de *Tiphobia* et de genres voisins, mais il est malheureusement difficile d'interpréter ses figures.

très faible, quoique le bord du manteau soit lisse. Les genres à bulbe buccal bien développé n'ont pas de franges palléales: *Cleopatra*, *Potadoma*, *Melanopsis* (Sunderbrink 1929), *Fagotia* (Soos 1936). Ces aspects du bord palléal correspondent à des modes de vie différents. Ils représentent un certain degré d'adaptation et doivent pouvoir être utilisés pour distinguer, sinon des familles, du moins des sous-familles.

Le développement ou la réduction de la branchie et l'apparition d'un poumon palléal sont l'expression du mode de vie plus ou moins aquatique ou aérienne de chaque espèce. Beaucoup de Mollusques *Cerithiacea* vivent près de la surface, mais on ne connaît de respiration pulmonaire que chez certains *Potamididae*.

Il existe un œil palléal chez *Cerithidea* (Pelseneer 1896) et chez *Tympanotonus* (Johansson 1956); il serait en relation avec le mode de vie près de la surface de l'eau, comme celui d'*Onchidium*. On ne l'a trouvé que chez les *Potamididae*, où il vient s'ajouter aux autres caractères qui distinguent cette famille.

L'appareil génital n'a pas toujours été étudié avec beaucoup de rigueur par les auteurs qui décrivent l'anatomie d'une espèce, et on ne peut pas être certain qu'il a été bien vu dans toutes ses parties. Les travaux les plus fouillés sont ceux de Johansson traitant de *Cerithium vulgatum* (1953) et de *Tympanotonus fuscatus* (1956). Seshaiya (1934) donne une description détaillée de l'appareil génital de *Paludomus tanschaurica* et, de même, Soos (1936) pour *Fagotia esperi*. Les autres auteurs font des descriptions plus superficielles, dont on peut tirer quelques indications: par exemple, Risbec (1943) décrit, chez des *Cerithium* de Nouvelle-Calédonie, une disposition très différente de celle qui existe chez *Cerithium vulgatum*. Ces quelques données et le présent travail permettent de constater que l'appareil génital, bien qu'il soit relativement primitif, est très varié dans sa partie palléale, surtout, naturellement, chez les femelles. Il dérive toujours d'une ou de plusieurs gouttières qui peuvent rester ouvertes ou avoir formé des tubes, émis des diverticules.

Il est probable qu'une connaissance approfondie de tous les systèmes génitaux du groupe des *Cerithiacea* permettra d'en éclaircir la philogénie. Pour le moment, à défaut de discerner quels sont les types principaux, la description détaillée de cet appareil pourrait déjà servir à caractériser les genres et arriver à un groupement des espèces meilleur qu'à présent.

Conclusion.

Les trois genres de Mélaniens étudiés dans ce travail présentent, soit dans leur appareil digestif, soit dans leur appareil génital, des dispositions qui n'ont pas été décrites chez d'autres Mollusques. Les affinités et les différences qui apparaissent entre eux montrent que leur position relative dans la classification de Fischer et Crosse et dans celle de Thiele n'est pas soutenable. Cela confirme la nécessité de remanier tout ce groupe, en même temps que les familles voisines.

Il serait prématuré de vouloir proposer dès maintenant un nouveau système, étant donné l'état fragmentaire de nos connaissances de l'organisation de ces animaux. La classification de Morrison, d'après le mode de reproduction, restera peut-être utilisable comme base de départ, mais les catégories qui en résultent sont vastes et l'étude, faite ici, de quelques représentants de l'une d'entre elles, montre qu'elles sont loin d'être homogènes.

Ce sont l'appareil digestif et l'appareil génital femelle qui sont les plus complexes et les plus variés. Le premier se prêterait à l'établissement des grandes subdivisions, familles et sous-familles, en considérant d'abord la disposition générale de l'intérieur de l'estomac et le repli principal, en même temps que la présence ou non d'un jabot; puis celle d'un fond d'estomac allongé à parois lisses. Le détail des replis marginaux peut servir à caractériser un genre. Les relations du stylet cristallin avec le pylore ne semble pas avoir beaucoup d'importance.

Les franges du bord du manteau semblent pouvoir caractériser quelques grands groupes. Le système nerveux zygoneure est aussi un caractère important, mais rare, et il existe chez des familles déjà bien distinctes par d'autres caractères connus. La forme des lamelles branchiales peut donner des indications, mais il n'est pas encore possible de dire de quel ordre elles seront. Quant au système génital, il présente un grand intérêt, mais à défaut de pouvoir, pour le moment, établir des homologies certaines entre les constituantes des divers types, il faudra se contenter, au début, de s'en servir pour caractériser les genres.

Les espèces et sous-espèces sont en général distinguées de façon assez satisfaisante par les caractères employés jusqu'à présent.

BIBLIOGRAPHIE

Abbott, R. T. 1955. *Anatomy of the Venezuelian Gastropod Doryssa kappleri.* Nautilus 69: 44-46 (pl. IV).

Bouvier, E. L. 1887. *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches.* Ann. Sci. nat. Zool. (7) 3: 1-510, pl. I-XIX.

Fischer, P. et H. Crosse. 1891-92. *Mission scientifique au Mexique et en Amérique centrale. VII, Mollusques terrestres et fluviatiles*, tome II: 305-371.

Graham, A. 1938. *On a ciliary process of food-collecting in the Gastropod Turritella communis Risso.* Proc. Zool. Soc. London 108 A: 453-463, 3 fig.

— 1939. *On the structure of the alimentary canal of style-bearing Prosobranchs.* Proc. Zool. Soc. London 109 B: 75-112, 10 fig.

Haldeman, S. S. 1863. *On Strepomatidae as a name for a family of fluviatile Mollusca, usually confounded with Melania.* Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 1863: 273-274.

Johansson, J. 1953. *On the genital organs of some Mesogastropods: Cerithium vulgatum Brug., Triphora perversa (L.) and Melanella (Eulima) intermedia (Cantr.). Contributions to the phylogeny of the pallial gonoducts of the Prosobranchia.* Zool. Bidrag Uppsala 30: 1-23, 10 fig., pl. I.

— 1956. *On the anatomy of Tympanotonus fuscatus (L.) including a survey of the open pallial oviducts of the Cerithiacea.* Atlantide Report n° 4: 149-166, 23 fig., pl. I.

Lamarck. 1812. *Extrait du cours de Zoologie du Muséum d'Histoire naturelle de Paris sur les animaux sans vertèbres*, p. 106.

— 1822. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres.* VI, 2e partie, p. 163.

Moore, J. E. S. 1898. *The Molluscs of the great African lakes. II. The anatomy of the Typhobias, with a description of the new genus (Batanalia).* Quart. Journ. microsc. Sci. (new ser.) 41: 181-204, pl. 11-14.

— 1899*a*. *The Molluscs of the great African lakes. III. Tanganyicia rufifilosa, and the genus Spekia.* Ibid. 42: 155-185, pl. 14-19.

— 1899*b*. *The Molluscs of the great African lakes. IV. Nassopsis and Bythoceras.* Ibid. 42: 187-201, pl. 20, 21.

Morrison, J. P. E. 1952. *World relations of the Melanians.* Am. Malac. Bull. & Rep. 1951: 6-9.

— 1954. *The relationships of Old and New World Melanians.* Proc. U.S. Nat. Mus. 103: 357-394, pl. 11.

Pelseneer, P. 1896. « *Prosobranches* » *aériens et Pulmonés branchifères.* Arch. Biol. 14: 351-393, pl. XIV-XVIII.

PILSBRY, H. A. and J. BEQUAERT. 1927. *The aquatic Molluscs of the Belgian Congo.* Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 53: 69-659.

QUOY et GAIMARD. 1834. *Voyage de découvertes de l'Astrolabe. III. Animaux mollusques*: 140-162, pl. LVI.

RISBEC, J. 1943. *Recherches anatomiques sur les Prosobranches de Nouvelle-Calédonie. IV. Cerithidae.* Ann. Sci. Nat. (Zool.) (11) 5: 89-112, 5 pl.

SESHAIYA, R. V. 1929. *The stomach of Paludomus tanschaurica (Gmelin).* Rec. Ind. Mus. 31: 7-12, 2 fig.

— 1934. *Anatomy of Paludomus tanschaurica (Gmelin).* Rec. Indian Mus. 36: 185-212, 15 fig.

SOOS, L. 1936. *Zur Anatomie der ungarischen Melaniiden. I.* Allattani Közlemények 33: 103-134, 13 fig.

— 1937. *Zur Anatomie der ungarischen Melaniiden. II.* Allattani Közlemények 34: 46-59, 1 fig.

SUNDERBRINK, O. 1929. *Zur Frage der Verwandtschaft zwischen Melaniiden und Cerithiiden.* Zeitschr. f. Morphol. Ökol. Tiere 14: 261-337, 72 fig.

THIELE, J. 1928-35. *Handbuch der systematischen Weichtierkunde*, I. Gustav Fischer, Jena.

TROSCHEL. 1856-63. *Das Gebiss der Schnecken, zur Begründung einer natürlichen Klassifikation*, I: 108-125, pl. 8-10.

Tome 66, nº 33 — Décembre 1959

Un Psoque cavernicole du Moyen-Congo

par

André BADONNEL

Paris

Avec 8 figures dans le texte.

Le Dr V. Aellen, conservateur au Muséum d'Histoire naturelle de Genève, m'a communiqué pour identification un exemplaire de Psocoptère trouvé par lui et M. P. Strinati dans une grotte du Moyen-Congo, en août 1957. Il s'agit de la larve d'un Amphientomide, dont les caractères sont suffisamment précis pour qu'on puisse la ranger dans le groupe constitué par le genre *Amphientomum* et les genres voisins, sans qu'il soit possible, actuellement, d'opter pour l'une ou l'autre de ces coupures, car aucune étude morphologique de larves d'Amphientomides n'a été faite jusqu'à présent. D'après la pigmentation de la tête, qui constitue dans la famille un bon critère spécifique, et certains caractères morphologiques, il est infiniment probable qu'on se trouve en présence d'une espèce inédite, que je décris sous le nom d'*Amphientomum aelleni*, le nom de genre pouvant être modifié ultérieurement, si des adultes sont capturés.

Amphientomum aelleni, n. sp. (larve).

Coloration. — Tête (fig. 1): front et vertex à fond général brun rouille avec des taches blanches formant des dessins conformes à la figure; une aire incolore autour de chaque orbite antennaire, à l'exception d'une tache brun sombre en avant de l'orbite; trois

petites taches blanches circulaires (insertion de muscles pharyngiens) disposées en triangle, dans chaque angle antéro-interne du front. Clypeus presque incolore, à l'exception d'une bande marginale brun rouille, crénelée, le long du front, dont elle est séparée par une étroite bande incolore. Yeux noirs; reste de la tête presque incolore.

Corps à peu près totalement incolore, surtout l'abdomen; pattes très pâles, les tibias et les tarses très faiblement rembrunis.

Morphologie. — Yeux composés très petits et aplatis (fig. 1). Antennes brisées. Mandibules: fig. 2; lacinia maxillaire rectiligne, à trois dents très fortes, dont deux externes plus longues (fig. 3); palpe maxillaire à quatrième article oblong, faiblement velu, les articles proximaux couverts de saillies chitineuses s'atténuant progressivement vers l'apex, pour passer à des microtriches; pas de cône sensoriel sur le deuxième article; labium (fig. 4) à palpes biarticulés, l'article distal en lobe aplati, dilaté latéralement; pas de sensilles visibles. Pilosité de la tête fine et modérément dense.

Thorax: ptérothèques mésothoraciques peu développées, celles du métathorax à peine marquées; pilosité constituée de poils normaux mêlés de quelques grandes soies (plus importante sur le prothorax, mais relativement peu dense); une très grande soie, à bords plumeux, détachée de son pore d'insertion, appartient probablement à une garniture marginale, si l'on juge d'après quelques plus grands pores pro et mésothoraciques.

Pattes prothoraciques: un rang de six fortes dents triangulaires, non implantées dans un pore basal, le long du bord interne du fémur (fig. 5); en outre, vers l'apex, deux groupes de très petites dents, d'ailleurs dissymétriques (fig. 6: fémur droit, et fig. 7: fémur gauche, où les cinq petites dents proximales du fémur droit sont remplacées par deux dents plus fortes); un éperon à l'apex du tibia et un à celui du premier article du tarse.

Pattes mésothoraciques: un éperon à l'apex du tibia et du premier article du tarse.

Pattes métathoraciques: deux éperons forts à l'apex du tibia et du premier article du tarse; en outre, le long du bord interne de ce dernier, quelques éperons alternant avec de fortes soies.

Griffes (fig. 8): une assez forte dent préapicale, et une rangée de fines denticulations avant celle-ci.

Abdomen non étudié.

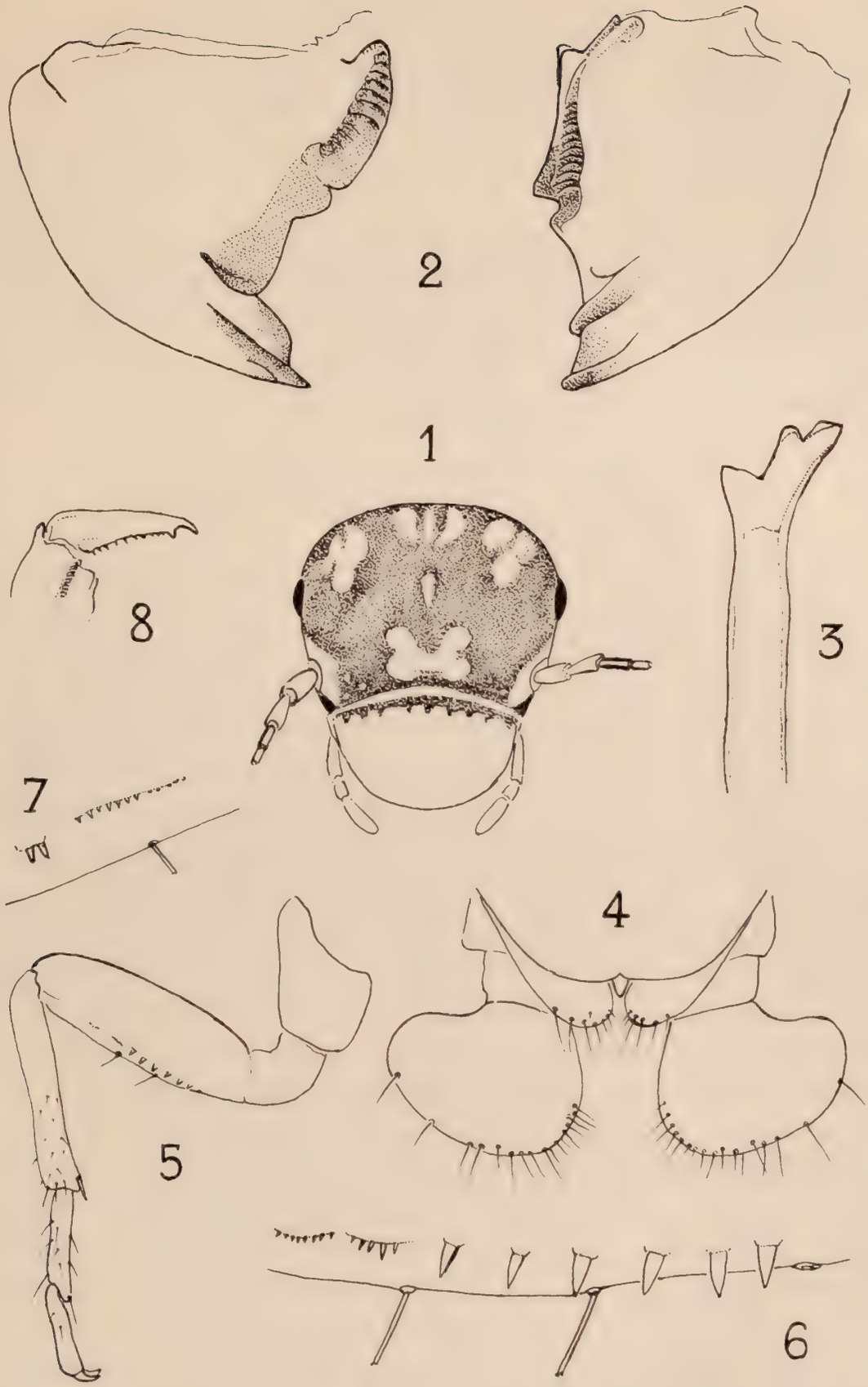

Fig. 1 à 8.

Amphientomum aelleni n. sp. (larve).

1, tête vue de face, pilosité non figurée (× 100); 2, mandibules, face antérieure (la base de la mandibule gauche est en réalité plus large) (× 350 environ); 3, lacinia droite, apex (× 350); 4, labium (× 310); 5, patte antérieure droite, vue antérieure (× 120); 6, détail de la herse de dents du fémur droit, les grandes soies marginales incomplètement figurées; 7, détail des très fines denticulations du fémur gauche; 8, griffe d'une patte postérieure (6, 7 et 8, × 520).

Dimensions. — Longueur du corps non mesurée.

Largeur du vertex (sur préparation): 288 μ.

Antenne: $\underline{f}_1 = 59$ μ.

Patte postérieure: $\underline{F} = 256$ μ; $\underline{T} = 320$ μ; $\underline{t}_1 = 95$ μ; $\underline{t}_2 = 67$μ.

Station. — Grotte de Kila-Tari (Moyen-Congo), à 8 km NE du bac sur le Niari, à 400 m à l'E de la route menant de Le Briz à Mouyondzi. (11.VIII.1957), une larve (V. Aellen et P. Strinati).

L'exemplaire (disséqué) est dans ma collection; il sera déposé au Muséum d'Histoire naturelle de Paris.

Discussion.

Aucune étude morphologique de larve d'Amphientomide n'ayant été faite jusqu'à présent, l'attribution de la nouvelle espèce à un genre précis est aléatoire. La présence des dents épineuses sur les fémurs antérieurs exclut néanmoins le genre *Stimulopalpus*, et probablement aussi la sous-famille des *Tineomorphinae*; l'absence de pores d'insertion à la base des dents et la forme de la lacinia écartent de même les genres *Seopsis*, *Hemiseopsis*, *Pseudoseopsis* et *Nephax*; par contre, les caractères des dents fémorales s'accordent avec la morphologie de la lacinia et des griffes pour conduire au genre *Amphientomum* s.l. Seuls les deux groupes de très petites dents de la région apicale du fémur I constituent un caractère particulier; mais il est possible que, chez l'adulte, ces dents réduites soient remplacées par des dents normales; l'absence des sensilles sur les palpes maxillaires et labiaux doit s'interpréter dans le même sens.

La capture d'une larve d'Amphientomide dans une grotte n'a rien de surprenant, encore qu'il ne s'agisse peut-être pas d'une forme troglobie, mais plutôt troglophile. Les espèces de cette famille manifestent en effet une géophilie accentuée; deux Amphientomides angolais, par exemple, ont été trouvés dans des termitières (*Hemiseopsis machadoi* Bad. et *Seopsis termitophilus* Bad.); en outre, *Hemiseopsis fülleborni* Endln a été pris par J. Ghesquière sous un rocher surplombant un ruisseau, dans la vallée de la Losa (Congo belge).

Tome 66, nº 34 — Décembre 1959

Faune cavernicole de la région de Taza (Maroc)[1]

par

P. STRINATI et V. AELLEN
Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Reliant le Maroc occidental au Maroc oriental, le couloir de Taza est un défilé bordé au nord par les montagnes du Rif et au sud par le Moyen-Atlas. Ce défilé était souligné, au Tertiaire, par un bras de mer, le détroit sud-rifain, qui disparut à la fin de cette ère géologique.

Les grottes sont nombreuses dans la région envisagée, principalement dans le Moyen-Atlas. Ces montagnes sont généralement boisées et les précipitations y sont assez abondantes. De nombreuses grottes présentent une forte humidité; certaines renferment des rivières ou des lacs.

Historique des recherches biospéologiques.

Les deux premiers travaux consacrés à la faune des grottes de la région de Taza ont paru en 1936: Antoine décrit le Carabide *Duvalius groubei* (= *Antoinella groubei*) et Scheerpeltz le Staphylinide *Antrosemnotes rotroui*. Ces deux Coléoptères troglobies provenaient de la grotte du Chiker.

En 1936 et 1937, quatre autres Invertébrés, récoltés aussi dans la grotte du Chiker, sont signalés: Verhoeff décrit deux Myriapodes propres à cette grotte et Silvestri le premier Campodéidé

[1] Ce travail a été présenté à Bari, à la séance du 6 octobre 1958 de la section de biologie du Deuxième Congrès International de Spéléologie (Bari-Lecce-Salerno).

cavernicole d'Afrique du Nord, *Tachycampa lepineyi*. JEANNEL y mentionne le Catopide *Hormosacus subcostatus maroccanus*.

A partir de 1948, des membres de la Société spéléologique du Maroc font des récoltes de Coléoptères dans un certain nombre de cavités de la région de Taza (grotte de Kef el Rhar, gouffre du Friouato et gouffre des Oulad Ayach) Les résultats, ou tout au moins une partie de ceux-ci, ont paru dans les travaux de KOCHER, ANTOINE et de la Société spéléologique du Maroc (ANONYME, 1956)

En 1950, au cours d'une campagne spéléologique et biospéologique, nous avons l'occasion de récolter de la faune dans sept grottes. Enfin, en 1953, l'un de nous (P. S.) trouve des animaux dans quatre cavités, dont trois déjà explorées en 1950. La plupart des résultats de ces deux dernières campagnes ont fait l'objet de publications qu'on trouvera citées à la fin de cet article.

ENUMÉRATION DES GROTTES.

Lorsqu'il y a lieu, nous donnons l'indication d'un travail où la grotte est décrite. Les coordonnées ont été établies selon la *Carte de Reconnaissance* au 100.000e et le *Maroc* au 200.000e. Les altitudes ont été mesurées sur place à l'altimètre.

Rif

Grotte de Kef el Rhar.

Situation: 602.500/431.200.
Description: cf. ANON., sans date.

Moyen-Atlas

Grotte du Chiker.

Situation: 624.700/391.700, alt. 1340 m.
Description: cf. STRINATI, 1953; ANON., 1953.

Gouffre du Friouato.

Situation: 623.000/391.000, alt. 1500 m.
Description et plan: cf. ANON., 1953.

Gouffre des Oulad Ayach.

Situation: 625.700/383.900, alt. 1100 m.
Description et plan: cf. ANON., 1953.

Grotte de Ras el Ma.

Situation: 628.500/394.500, alt. 1000 m.
Description et plan: cf. STRINATI, 1953.

Grotte de Sidi Mejbeur.

Situation: 626.500/395.000, alt. 1240 m.
Description et plan: cf. STRINATI, 1953.

Gouffre de Kef el Bouk.

Situation: 618.200/385.500, alt. 1820 m.
Description et plan: cf. STRINATI, 1953.

Grotte d'Aïn el Aoudat.

Situation: 625.800/389.300.
Description et plan: cf. STRINATI, 1953.

Grotte de Ras el Oued.

Situation: 625.000-630.000/355.000-360.000, alt. 980 m.
Description et plan: cf. STRINATI, 1953.

FAUNE.

Les indications que nous donnons ci-dessous complètent ou rectifient les déterminations provisoires figurant dans un travail antérieur (STRINATI, 1953).

La classification écologique simple, divisant les animaux cavernicoles en trogloxènes, troglophiles et troglobies, a été utilisée ici, en tenant compte des caractères particuliers de la région étudiée. C'est ainsi qu'un animal trogloxène en Europe pourra être considéré comme troglophile en Afrique du Nord. VANDEL (1955) a, d'ailleurs, fait la même remarque.

Les Chauves-souris et leurs parasites, ainsi que les trogloxènes accidentels, ont été exclus de la liste ci-dessous. On trouvera ces animaux cités dans le travail d'ensemble de l'un de nous (STRINATI, 1953).

Lorsqu'il y a lieu, nous indiquons, pour chaque capture, la référence la plus ancienne. Les espèces non accompagnées de référence bibliographique sont signalées ici pour la première fois et proviennent des campagnes des auteurs (1950 et 1953).

Crustacea

Isopoda

Trichoniscus halophilus Vand.

Connue des îles de la côte méditerranéenne française (domaine épigé), cette espèce n'a été récoltée au Maroc que dans la grotte de Sidi Mejbeur (Strinati, 1953; Vandel, 1955). On peut donc la considérer comme troglophile dans la région de Taza, alors qu'elle est halophile dans le sud de la France.

Eluma purpurascens B.-L.

Cette espèce est largement répandue dans le domaine atlantique paléarctique; elle se rencontre exclusivement dans les grottes en Afrique du Nord où elle est signalée en Oranie et au Maroc, dans la grotte de Sidi Mejbeur (Strinati, 1953; Vandel, 1955). Comme *Trichoniscus halophilus*, cet Isopode est troglophile en Afrique du Nord, alors qu'il appartient au domaine épigé dans le reste de son aire de répartition.

Amphipoda

Gammarus pulex gauthieri Karam.

Grotte du Chiker (Strinati, 1953). Trogloxène.

Myriapoda

Chilopoda

Trigonocryptops numidicus aelleni Manfr.

La forme typique est connue du Maroc et de l'Algérie; la sous-espèce *aelleni* n'a été trouvée jusqu'à présent que dans la grotte de Ras el Ma (Manfredi, 1956). Troglophile.

Lithobius chikerensis Verh.

Ce Mille-patte provient de la grotte du Chiker (Verhoeff, 1936) et n'a pas été retrouvé ailleurs. Troglophile.

Lithobius dieuzeidei maroccanus Manfr.

La sous-espèce typique a été décrite d'une grotte d'Algérie; la forme *maroccanus* n'est connue que du gouffre du Friouato (MANFREDI, 1956). Troglophile.

Lithobius crassipes Koch.

Il s'agit d'une espèce commune à l'Europe et à l'Afrique du Nord; elle a été trouvée dans la grotte de Ras el Oued (MANFREDI, 1956). Trogloxène.

Lithobius melanops dayae Manfr.

Cette sous-espèce a été décrite d'après du matériel provenant des grottes du Chiker et de Ras el Ma (MANFREDI, 1956). Troglophile.

Diplopoda

Origmatogona strinatii Manfr.

Le genre *Origmatogona* ne comprend que deux espèces, trouvées seulement dans des grottes: *O. catalonicum* Rib. du nord-est de l'Espagne et *O. strinatii* récolté seulement dans le gouffre du Friouato (MANFREDI, 1956). Nous pensons que cette dernière peut être considérée comme troglobie, au moins provisoirement.

Geopachyiulus lepineyi Verh.

Grotte du Chiker (VERHOEFF, 1936). Le genre comprend d'autres espèces, de Tunisie et d'Algérie, qui ne sont pas cavernicoles. *G. lepineyi* est certainement un trogloxène ou un troglophile.

Arachnida

Pseudoscorpiones

Chthonius sp.

Un individu appartenant à ce genre a été récolté dans la grotte de Ras el Oued (STRINATI, 1953).

Araneae

Scotoneta barbara Sim.

L'aire de répartition de cette Araignée comprend l'Espagne et l'Afrique du Nord. Dans ces deux régions, elle a été prise surtout dans des grottes, mais quelquefois aussi à l'air libre, par exemple dans le Haut-Atlas. Grotte de Ras el Oued (Denis et Dresco, 1957). Troglophile.

Leptyphantes aelleni Den.

Trouvée seulement dans le gouffre de Kef el Bouk, cette espèce ne présente aucun caractère adaptatif à la vie souterraine (Denis et Dresco, 1957). Trogloxène ou troglophile.

Meta bourneti Sim.

La répartition géographique de cette Araignée, qui n'a guère été observée en dehors des grottes, comprend une bonne partie du bassin méditerranéen. Au Maroc, elle a déjà été signalée dans la grotte d'El Hadjeb, entre Meknès et Azrou.

Grottes de Kef el Bouk et de Ras el Ma (Denis et Dresco, 1957). Troglophile.

Amaurobius sp.

Un individu subadulte a été récolté dans la grotte de Ras el Oued. Il n'est pas déterminable spécifiquement, mais il s'agit vraisemblablement de *A. erberi* Keys. (Denis et Dresco, 1957).

Acarina

Eugamasus loricatus Wank.

Cet Acarien est signalé dans de très nombreuses grottes d'Europe, spécialement dans celles renfermant du guano. Nous l'avons trouvé dans la grotte de Ras el Oued, qui était justemant la seule, parmi celles que nous avons explorées, à présenter ce caractère. (Cooreman, 1951.) Troglophile.

Euryparasitus emarginatus Koch.

Il s'agit d'une espèce fréquemment rencontrée dans les nids endogés de petits Rongeurs. Gouffre de Kef el Bouk (Cooreman, 1951). Troglophile.

Linopodes motatorius L.

Voici encore une espèce répandue dans toute l'Europe. Gouffre de Kef el Bouk (Cooreman, 1951). Trogloxène ou troglophile.

Trombicula canestrinii strinatii Coor.

La forme typique habite le domaine épigé des Alpes italiennes et bavaroises. Par contre, la sous-espèce *moesica* André est décrite d'une grotte de Yougoslavie et la forme *strinatii* n'est connue qu'aux localités typiques, soit le gouffre de Kef el Bouk et la grotte de Ras el Oued (Cooreman, 1951). Troglophile ou peut-être troglobie.

Insecta

Diplura

Tachycampa lepineyi Silv.

Cette espèce a été décrite d'après des exemplaires provenant de la grotte du Chiker (Silvestri, 1937). Elle a été reprise dans les grottes de Sidi Mejbeur et d'Aïn el Aoudat, dans le gouffre de Kef el Bouk (Condé, 1952) et dans celui du Friouato. Troglobie.

Collembola

Schæfferia atlantea Gis.

Gouffre de Kef el Bouk (Gisin, 1952). Troglobie.

Acherontiella xenylliformis Gis.

Grotte de Ras el Oued (Gisin, 1952). Troglobie.

Onychiurus ghidinii Den.

Ce Collembole est signalé en Suisse, France, Italie et Madère. Grotte du Chiker (Gisin, 1952). Trogloxène.

Isotoma notabilis Schäff.

Gouffre de Kef el Bouk (Gisin, 1952). Trogloxène.

Pseudosinella strinatii Gis.

Cette espèce est comparable, au point de vue morphologique, à *P. sollaudi* Den., troglobie de la chaîne du Jura. Gouffre de Kef el Bouk et grotte d'Aïn el Aoudat (Gisin, 1952). Troglobie.

Heteromurus nitidus Templ.

Il s'agit de l'une des espèces troglophiles les plus fréquentes en Europe. Grottes d'Aïn el Aoudat et de Ras el Oued (Gisin, 1952).

Neelus murinus Fols.

Grotte de Ras el Ma (Gisin, 1952). Troglophile.

Coleoptera

Nebria rubicunda maroccana Ant.

Grotte des Oulad Ayach (Anon., 1956). Troglophile.

Antoinella groubei groubei Ant.

La forme typique a été décrite de la grotte du Chiker sous le nom de *Duvalius groubei* (Antoine, 1936). Elle n'est connue que de cette station. *A. groubei* est le seul Carabide troglobie du Maroc.

Antoinella groubei salibai Ant.

Cette sous-espèce provient de la grotte des Oulad Ayach (Antoine, 1953). Troglobie.

Trechus obtusus f. obtusioides Jeann.

Gouffre de Kef el Bouk (P. Rotrou det.) (Strinati, 1953, sous le nom de *Trechus obtusioides*). Troglophile.

Ocydromus maroccanus Ant.

Grotte de Kef el Rhar (Anon., 1956). Trogloxène.

Pristonychus aelleni Ant.

Ce Carabide a été décrit de la grotte de Ras el Oued (Antoine, 1952). Il a été retrouvé dans celle de Sidi Mejbeur (Strinati, 1953). Troglophile.

Agabus politus Reiche.

Gouffre du Friouato (Kocher, 1951). Trogloxène.

Antrosemnotes rotroui Scheerp.

La localité typique de ce Staphylinide est la grotte du Chiker (Scheerpeltz, 1936). Il est également connu du gouffre du Friouato (Anon., 1956). Troglobie.

Atheta subcavicola Bris.

Les *Atheta* et *Aloconota*, qui avaient été vus par le Dr Normand, ont fait l'objet d'un nouvel examen de M. J. Jarrige. Il ne faut donc pas tenir compte des déterminations publiées antérieurement (Strinati, 1953).

A. subcavicola est un guanobie presque exclusivement cavernicole (Alpes-Maritimes, Pyrénées). Il a été trouvé dans des terriers de Rongeurs en Isère et en Indre-et-Loire. Gouffre de Kef el Bouk. Troglophile.

Atheta trinotata Kr.

Grotte d'Aïn el Aoudat. Trogloxène.

Aloconota sulcifrons Steph.

Il s'agit d'un Staphylinide répandu en Europe moyenne et dans la région méditerranéenne. Gouffre de Kel el Bouk. Troglophile.

Conosoma cavicola africanum Jeann. et Jarr.

La forme typique a été décrite d'une grotte d'Espagne, la sous-espèce *africanum* d'une grotte d'Algérie. *C. cavicola* est une espèce originaire du massif bético-rifain; les populations habitant de chaque côté du détroit de Gibraltar ont évoluées en deux races distinctes. La sous-espèce rifaine s'est répandue vers le sud au moins jusqu'à l'Oued el Berd. Actuellement, l'espèce paraît confinée sous terre et se rencontre principalement dans les grottes à guano, ce qui est le cas de la grotte de Ras el Oued (J. Jarrige det.) où nous l'avons trouvée. Troglophile.

Ocalea rivularis Miller.

Gouffre de Kef el Bouk (Strinati, 1953). Trogloxène (? troglophile).

Oxypoda sp.

La plupart des espèces du genre *Oxypoda* sont des trogloxènes. Beaucoup, cependant, fréquentent les terriers de Rongeurs, les nids souterrains et les trous d'arbres. Gouffre de Kef el Bouk (Strinati, 1953, sous le nom de *O. vittata* Maerk.) [1].

---

[1] J. Jarrige, qui a revu ce spécimen de la grotte de Kef et Bouk, pense qu'il s'agit d'une espèce nouvelle.

Quedius ustus Fauv.

Espèce particulière à l'Afrique du Nord. Gouffre de Kef el Bouk (Strinati, 1953). Trogloxène (? troglophile).

Lathrimaeum longicorne Fauv.

Gouffre de Kef el Bouk (Strinati, 1953). Trogloxène.

Hormosacus subcostatus Reiche, subsp.

L'espèce est particulière à l'Afrique du Nord où elle se trouve habituellement dans les feuilles mortes. Grotte de Kef el Rhar (Anon., 1956). Trogloxène.

Hormosacus subcostatus maroccanus Jeann.

Cette race ne se rencontre qu'au Maroc où Jeannel (1936) l'a signalée, en particulier, à la grotte du Chiker. Nous l'avons retrouvée dans le gouffre de Kef el Bouk et dans la grotte d'Aïn el Aoudat où elle avait déjà été indiquée sous le nom de *Anemadus subcostatus* (Strinati, 1953). Un nouvel examen nous permet de préciser qu'il s'agit bien de la sous-espèce *maroccanus*. Trogloxène.

Catops sp.

Gouffre du Friouato (Kocher, 1951).

Pleurophorus caesus Panz.

Grotte du Chiker (Strinati, 1953). Trogloxène.

Scaurus sp.

Gouffre du Friouato (Kocher, 1951).

Quelques espèces marocaines de *Scaurus* n'ont été trouvées jusqu'à présent que dans des grottes; elles peuvent être considérées comme des troglophiles.

Scaurus tristis Oliv.

Ce Ténébrionide appartient au domaine épigé, mais c'est un lucifuge rencontré plusieurs fois dans des grottes. Grotte de Kef el Rhar (Anon., 1956). Trogloxène.

Psocoptera

Psyllipsocus ramburi f. troglodytes Enderl.

Cette forme est connue de nombreuses grottes d'Europe. Grotte de Ras el Oued (Strinati, 1953). Troglophile.

Conclusions.

Le tableau-résumé ci-dessous indique, par les signes + et O, les trouvailles pour chaque grotte. En plus, le signe O signifie que les cavités ainsi marquées sont celles où les espèces correspondantes ont été décrites pour la première fois; en d'autres termes, ce signe indique les localités typiques.

On remarquera que ces dernières constituent plus du 30% de l'ensemble des trouvailles. Cette proportion très forte pourrait faire supposer, soit que le nombre des formes endémiques, soit celui des troglobies, ou encore les deux ensemble, est particulièrement élevé dans la région de Taza. Nous croyons, toutefois, que ce n'est pas le cas; cette proportion signifie simplement que les recherches entomologiques dans le domaine épigé de la région considérée sont encore très rudimentaires et fragmentaires, au moins pour beaucoup de groupes d'Invertébrés. Il est, à notre sens, hors de doute que nombre d'espèces connues jusqu'à présent seulement dans la localité typique, se retrouveront ailleurs, soit dans d'autres contrées du domaine souterrain de la sous-région méditerranéenne, soit dans le domaine épigé de Taza ou d'ailleurs. On comprendra donc qu'il est souvent impossible de préciser si une espèce trouvée seulement dans une grotte est troglobie, troglophile ou même trogloxène, tant que les recherches entomologiques n'auront pas été poussées plus à fond.

En réalité, le nombre des troglobies ne semble pas dépasser 12% de l'ensemble des espèces trouvées. Ces troglobies se rencontrent dans les groupes d'Invertébrés suivants:

Diplopodes:	*Origmatogona strinatii.*
Campodéidés:	*Tachycampa lepineyi.*
Collemboles:	*Schæfferia atlantea*
	Acherontiella xenylliformis
	Pseudosinella strinatii.
Coléoptères:	*Antoinella groubei*
	Antrosemnotes rotroui.

On trouvera d'autres conclusions biospéologiques et biogéographiques dans le travail de Vandel (1955) sur les Isopodes cavernicoles de l'Afrique du Nord.

	Grottes ou gouffres								
	de Kef el Rhar	du Chiker	du Friouato	des Oulad Ayach	de Ras el Ma	de Sidi Mejbeur	de Kef el Bouk	d'Aïn el Aoudat	de Ras el Oued
Trichoniscus halophilus						+			
Eluma purpurascens						+			
Gammarus pulex gauthieri		+							
Trigonocryptops numidicus aelleni					O				
Lithobius chikerensis		O							
Lithobius dieuzeidei maroccanus			O						
Lithobius crassipes									+
Lithobius melanops dayae		O			O				
Origmatogona strinatii			O						
Geopachyiulus lepineyi		O							
Chthonius sp.									+
Scotoneta barbara									+
Leptyphantes aelleni							O		
Meta bourneti					+		+		
Amaurobius sp.									+
Eugamasus loricatus									+
Euryparasitus emarginatus							+		
Linopodes motatorius							+		
Trombicula canestrinii strinatii							O		O
Tachycampa lepineyi		O	+			+	+	+	
Schæfferia atlantea							O		
Acherontiella xenylliformis									O
Onychiurus ghidinii		+							
Isotoma notabilis							+		
Pseudosinella strinatii							O	O	
Heteromurus nitidus								+	+
Neelus murinus					+				
Nebria rubicunda maroccana				+					
Antoinella groubei groubei		O							
Antoinella groubei salibai				O					
Trechus obtusus f. obtusioides							+		
Ocydromus maroccanus	+								
Pristonychus aelleni						+			O
Agabus politus			+						
Antrosemnotes rotroui		O	+						
Atheta subcavicola							+		
Atheta trinotata								+	
Aloconota sulcifrons							+		
Conosoma cavicola africanum									+
Ocalea rivularis							+		
Oxypoda sp.							+		
Quedius ustus							+		
Lathrimaeum longicorne							+		
Hormosacus subcostatus subsp. ?	+								
Hormosacus subcostatus maroccanus		+					+	+	
Catops sp.			+						
Pleurophorus caesus		+							
Scaurus sp.			+						
Scaurus tristis	+								
Psyllipsocus ramburi f. troglodytes									+

BIBLIOGRAPHIE

ANON. Sans date. *Taza, la ville du Rhogui.* Livret-Guide officiel du Syndicat d'Initiative et de Tourisme. Casablanca: 1-24.

— 1953. *Cinq années d'explorations souterraines au Maroc.* Société spéléologique du Maroc: 1-51.

— 1956. *Insectes coléoptères cavernicoles du Maroc.* Société spéléologique du Maroc: 1-5.

ANTOINE, M. 1936. *Notes d'entomologie marocaine, XXI.* Bull. Soc. Sci. nat. Maroc 15 (1935): 234-237.

— 1952. *Notes d'entomologie marocaine, LV.* Bull. Soc. Sci. nat. Maroc 31 (1951): 103-119.

— 1953. *Notes d'entomologie marocaine, LVI.* Rev. franç. Entom. Paris 20: 202-223.

CONDÉ, B. 1952. *Campodéidés cavernicoles d'Afrique septentrionale.* Notes Biospéol. 7: 61-67.

COOREMAN, J. 1951. *Mission scientifique suisse au Maroc (août-septembre 1950). Acari.* Bull. Inst. Sci. nat. Belg. 27 (27): 1-4.

DENIS, J. et E. DRESCO. 1957. *Araignées cavernicoles du Maroc.* Notes Biospéol. 12: 49-52.

GISIN, H. 1952. *Collemboles récoltés dans des grottes du Moyen Atlas.* Bull. Soc. Sci. nat. Maroc 31 (1951): 53-56.

JEANNEL, R. 1936. *Monographie des Catopidae.* Mém. Mus. Hist. nat. Paris (N.S.) 1: 1-433.

KOCHER, L. 1951. *Les Coléoptères cavernicoles du Maroc.* C. R. Soc. Sci. nat. Maroc 1951: 33-34.

MANFREDI, P. 1956. *Miriapodi cavernicoli del Marocco, della Sardegna e del Piemonte.* Atti Soc. ital. Milano 95: 197-222.

SCHEERPELTZ, O. 1936. *Un genre nouveau et une espèce nouvelle de Staphylinides troglodytes du Maroc (Coleoptera). (22e Contribution à la connaissance des Staphylinides paléarctiques.)* Bull. Soc. Sci. nat. Maroc 15 (1935): 238-248.

SILVESTRI, F. 1937. *Una nuova specie di Campodeidae (Dicillura) rappresentante di un nuovo genere, di grotta del Marocco.* Bull. Soc. Sci. nat. Maroc 16 (1936): 86-89.

STRINATI, P. 1951. *Campagne d'exploration spéléologique au Maroc (été 1950).* Stalactite (Org. Soc. suisse Spéléol.) 1 (2): 2-5.

— 1953. *Campagne d'explorations spéléologiques au Maroc (été 1950).* Ann. Spéléol. 7 (1952): 99-107.

VANDEL, A. 1955. *La faune isopodique cavernicole de l'Afrique du Nord (Berbérie).* Notes Biospéol. 10: 63-80.

VERHOEFF, K. W. 1936. *Ueber Myriapoden aus Marokko gesammelt von Herrn J. de Lepiney.* Zool. Anz. 116: 241-248.

AMNH LIBRARY
100163677